

**Entwicklungsgeschichtliche
und vergleichend morphologisch-anatomische
Untersuchungen an Ciliarkörper
und Iris verschiedener Vogelaugen mit
besonderer Berücksichtigung
der Akkommodation**

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Bruno Schätzle

aus Gerlafingen SO

Trimbach, 1973

Rentsch AG

**Entwicklungsgeschichtliche
und vergleichend morphologisch-anatomische
Untersuchungen an Ciliarkörper
und Iris verschiedener Vogelaugen mit
besonderer Berücksichtigung
der Akkommodation**

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Bruno Schätzle

aus Gerlafingen SO

Trimbach, 1973

Rentsch AG

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. W. Stingelin und Dr. H. Nüesch

Basel, den 15. Mai 1973

Prof. Dr. M. Eichler

Dekan



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
EINLEITUNG	5
Einführung	5
Aufgabenstellung	5
Literaturüberblick	7
MATERIAL UND METHODE	9
Kurze Darstellung von Ciliarkörper und Iris	11
A. MORPHOLOGISCH-ANATOMISCHER TEIL	16
KAPITEL I ENTWICKLUNG VON CILIARKÖRPER UND IRIS	16
a) Ciliarkörper	17
b) Iris	34
KAPITEL II VERGLEICH	53
a) Artenbeschreibung	54
b) Gesamtvergleich-Diskussion	116
c) Diskussion zur Morphologie des Ciliar- körpers und der Iris	128
B. FUNKTIONELLER TEIL	132
KAPITEL III AKKOMMODATION	132
a) Auf die Akkommodation bezogener Vergleich	133
b) Akkommodations-Theorien	136
c) Ringwulst-Problem	143
C. ALLGEMEINER TEIL	148
KAPITEL IV SCHLUSSBETRACHTUNGEN	148
ZUSAMMENFASSUNG	156
LITERATURVERZEICHNIS	162

EINLEITUNG

Einführung

Das Vogelauge stellt ein faszinierendes und ausserordentlich leistungsfähiges Sinnesorgan dar, das in dieser Hinsicht kaum von einem andern Wirbeltierauge übertroffen wird. Vögel sind bekanntlich Augentiere und erleben ihre Umwelt in erster Linie mit diesem hervorragenden Organ, was rein äusserlich schon durch die enorme Augengrösse dokumentiert wird.

Beobachtet man einen Vogel in der Natur, und hat man Gelegenheit, ein histologisches Präparat eines Vogelauges zu studieren, wird einem die Ueberlegenheit des Vogelsehorgans erst richtig bewusst. Diese beschränkt sich nicht nur auf eine überaus hohe, für uns unvorstellbare Sehschärfe, sondern bestätigt sich ebenso im Akkommodationsvermögen, in der voneinander unabhängigen Beweglichkeit der, mit Ausnahme der Eulen, seitlich stehenden Augen mit einem entsprechend weiten Sehfeld und der Fähigkeit, eine Spitzenzahl von Bildeindrücken per Zeiteinheit zu verarbeiten.

Das Akkommodationsvermögen, besonders dasjenige eines schnellen Fliegers, steht dabei unangefochten an der Spitze sämtlicher Tiere und des Menschen.

Aufgabenstellung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich in erster Linie mit dem Ciliarkörper und der Iris verschiedener Vogelaugen. Für die Abklärung des Akkommodationsmechanismus war es unumgänglich, das Interesse teilweise auf Cornea und Linse auszudehnen, denn diese beiden Elemente sind direkt daran beteiligt.

Einerseits wird die Entwicklung verfolgt, und andererseits wird der Augenbau der diversen Formen miteinander verglichen. Es ging mir nun darum, nicht nur morphologisch-anatomische Tatbestände und Unterschiede zu sammeln, sondern diese, wenn immer möglich, in Beziehung zu funktionellen Vorgängen im Auge zu bringen. Damit soll versucht werden, den Akkommodationsvorgang von Grund auf herzuleiten.

Nach diesem Prinzip ist auch die Schilderung der Entwicklung ausgerichtet, denn man realisiert schon recht frühembryonal, in den ersten Phasen der verschiedenen Gewebebildungen, mechanische Zusammenhänge, deren frühzeitiges Erkennen dazu beiträgt, das Verstehen des Akkommodationsgeschehens zu erleichtern.

Ich hoffe, mit dieser Arbeit zu zeigen, dass die Morphologie noch immer in der Lage ist, einen wesentlichen Beitrag zur Klärung des Akkommodationsproblems, eines funktionellen Vorgangs, zu leisten, wobei sie sich physiologischen Untersuchungsmethoden mindestens ebenbürtig erweist.

Die Entwicklung studierte ich am Hühnchen und teilweise an der Flussschwabe. Das Huhn eignet sich aus zwei Gründen vorzüglich: Die Embryonen sind durch künstliches Brüten im Brutschrank leicht zu beschaffen; ausserdem stellt das Hühn-auge keinen extremen Augentyp dar.

Das Entwicklungsstudium ist meines Erachtens eine fundamentale Voraussetzung für Untersuchungen an Adulttieren, da es das richtige Erkennen von Muskelansätzen und anderer geweblicher Zusammenhänge erleichtert oder sogar erst ermöglicht. Die Auswahl der für den Vergleich bestimmten Vögel erfolgte nach mehreren Gesichtspunkten:

Sofern entsprechende Exemplare überhaupt zur Verfügung standen, war in erster Linie ihre Lebensweise ausschlaggebend, denn ich erkannte bald, dass die Gruppierung der Augentypen nach systematischen Gesichtspunkten unbefriedigend ist. Von besonderem Interesse sind natürlich jene Vögel, deren Augen auf irgend eine Weise extrem geartet sind. Wenn möglich sollte das Auge adult sein, eine Forderung, die nicht immer erfüllt werden konnte. Manchmal war ich gezwungen, juvenile oder sogar beschädigte Augen auszuwerten, besonders dann, wenn es sich dabei um Augen seltener Vögel handelte. Die Materialbeschaffung gestaltete sich jedenfalls nicht leicht, umso weniger, als gerade einige exklusive Arten strengen Schutzmassnahmen unterworfen sind.

Zu Beginn der Arbeit sehe ich mich veranlasst, zur quantitativen Erfassung irgendwelcher Elemente des Auges kritisch Stellung zu nehmen. Dass die innern Augenmuskeln nicht ausgemessen werden können, soll nicht diskutiert sein. Ich habe mich darauf beschränkt, die Muskelstärken mit Worten zu umschreiben oder in Tabellen mit Kreuzen darzustellen, was sich als absolut befriedigend erwiesen hat. Ich verzichtete ebenfalls auf Messungen der äussern Augendimensionen und der Cornea: das Auge steht als kapselartiges Organ unter einem gewissen Innendruck, der dafür sorgt, dass die kugelhähnliche Gestalt bewahrt bleibt, und unter dem die äussern Gewebeschichten einer Zugspannung ausgesetzt sind. Beim Tod des Tieres sinkt der Augendruck auf null ab, worauf zahlreiche unwillkommene gewebeinterne Verschiebungen, Deformationen und Schrumpfungen folgen können. Gerade die Corneafasern weichen nach erfolgtem Spannungsverlust gerne auseinander und täuschen somit eine dickere Schicht vor. Einige der untersuchten Augen sind zudem juvenil, sodass sie nur auf qualitativer Basis miteinander vergleichbar sind. Die adulten Linsen habe ich ausgemessen, obwohl auch diese gewissen postmortalen Veränderungen unterworfen sein können. Messungen waren aber nötig, um dem Ringwulstproblem beizukommen.

Nach meinem Konzept, die Akkommodationsfrage nie aus den Augen zu verlieren, genügt es vollauf, den Vergleich auf vorwiegend qualitativer Basis zu führen.

Literaturüberblick

Das Interesse an Ciliarkörper und Iris, wobei der Ciliarkörper als umfangreicheres Objekt mehr Aufmerksamkeit fand, geht bis ins vorige Jahrhundert zurück. Lange Zeit befassten sich eher morphologisch orientierte Forscher mit der Materie, vor allem der Muskulatur; immer waren aber auch Physiologen und Ophthalmologen beteiligt. Trotzdem ist die Autorenenzahl relativ bescheiden geblieben, und die massgebenden Forscher sind bald einmal genannt.

Einen ersten Ciliarmuskel entdeckte Crampton(1842); darauf fand Brücke(1846) einen zweiten. Müller(1857) betrachtete die Situation etwas anders und beschrieb einen dritten, oft umstrittenen Muskel, den er von der Brückeschen Portion abspaltete und als eigenständigen Muskel darstellte. Alle drei Muskeln führen seither den Namen ihrer Entdecker. Leuckart (1876) wiederholte die Beschreibung und fasste zusammen.

Umfassende Darstellungen des Ciliarkörpers, der Iris und Beiträge zur Akkommodation lieferten dann später Franz(1909, 1913, 1934), Leplat(1912) und Rochon-Duvigneaud(1943). Mit der Akkommodation befassten sich auch Slonaker(1918) und Hess(1909, 1910), dem eine ausgezeichnete experimentelle Darstellung der Linsenakkommodation beim Kormoran gelang, und von Pflugk(1932).

Rabl(1900) verdanken wir eine gründliche Linsenuntersuchung; Lenhossék(1911) interessierte sich für die Zonula, während sich Grynfellt(1905) und Zietschmann(1910) mit der Iris beschäftigten.

Rochon-Duvigneaud beendete eigentlich die Ära der morphologischen Vogelaugenuntersuchungen. Bedeutende Arbeiten, die dann mehr physiologisch betont sind, folgen durch Polyak (1957), Walls(1963) und Tansley(1965).

Die wichtigsten Autoren, mit denen es sich in meiner Arbeit auseinanderzusetzen gilt, sind ohne Zweifel Rabl, Hess, Franz, Leplat, Rochon-Duvigneaud, Walls und Tansley.

Nach dem Studium der bisherigen Publikationen über Vogelaugen stellt man fest, dass nach wie vor zahlreiche verwirrende Unklarheiten und auseinandergehende Auffassungen bestehen, besonders auch inbezug auf den Akkommodationsmechanismus, über den verschiedene Theorien formuliert wurden. Die wenigen gebotenen Zeichnungen lassen ausserdem oft an Exaktheit und Uebersichtlichkeit zu wünschen übrig.

Alles in allem scheint mir eine Arbeit, in der die einschlägigen Probleme erneut aufgerollt werden und in der einmal der Versuch unternommen wird, durch geeignete Vogelauswahl ein möglichst breites Spektrum verschiedener Augenstrukturen zu erfassen, durchaus gerechtfertigt.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof.Dr.Werner Stingelin, dem ich für sein stetiges Interesse und seine wertvollen Anregungen herzlich danke. Meinen Dank möchte ich auch dem Britischen Naturhistorischen Museum für die Ueberlassung einiger kostbarer Vögel aussprechen. Dank gebührt ebenso der Firma Rentsch AG Trimbach und Herrn Beat Schürmann für die tatkräftige Unterstützung bei der Drucklegung.

MATERIAL UND METHODE

1. Material

Den Untersuchungen liegen folgende Vogelarten zugrunde:

a) Für das Entwicklungsstudium verschaffte ich mir die nötigen Embryonen (*Gallus domesticus* 6.ET-Schlüpftag) durch künstliches Brüten der Eier im Brutschrank (37,8°).

b) Für den Vergleich standen zur Verfügung (Reihenfolge in der Normalgruppe nach Systematik Berndt-Meise):

Normalgruppe

Huhn	<i>Gallus domesticus</i>
Truthuhn	<i>Meleagris gallopavo</i>
Goldfasan	<i>Chrysolophus pictus</i>
Schopfhuhn	<i>Opisthocomus hoazin</i>
Blässhuhn	<i>Fulica atra</i>
Waldschnepfe	<i>Scolopax rusticola</i>
Alpenstrandläufer	<i>Calidris alpina</i>
Lachmöve	<i>Larus ridibundus</i>
Flussseeschwalbe	<i>Sterna hirundo</i>
Schwan	<i>Cygnus olor</i>
Schnatterente	<i>Anas strepera</i>
Kolbenente	<i>Netta rufina</i>
Zwergrohrdommel	<i>Ixobrychus minutus</i>
Nachtreiher	<i>Nycticorax nycticorax</i>
Mäusebussard	<i>Buteo buteo</i>
Turmfalke	<i>Falco tinnunculus</i>
Taube	<i>Columba livia</i>
Venezuela-Amazone	<i>Amazona amazonica</i>
Wiedehopf	<i>Upupa epops</i>
Mauersegler	<i>Apus apus</i>
Amsel	<i>Turdus merula</i>
Wasseramsel	<i>Cinclus cinclus</i>

Taucher

Königspinguin	<i>Aptenodytes patagonica</i>
Krähenscharbe	<i>Phalacrocorax aristotelis</i>
Trottellumme	<i>Uria aalge</i>
Haubentaucher	<i>Podiceps cristatus</i>

Nachtvögel

Waldkauz	<i>Strix aluco</i>
Steinkauz	<i>Athene noctua</i>
Nachtschwalbe	<i>Caprimulgus europaeus</i>
Fettschwalm	<i>Steatornis caripensis</i>
Kiwi	<i>Apteryx australis</i>

2. Methode

Fixierung:

Die Augen sind, sofern sie nicht der Institutssammlung entnommen und bereits mit Formol oder Bouin fixiert waren, mit AFE (90 Teile Alk.80%, 5 Teile Formol40% und 5 Teile Essigsäure) behandelt worden. Zu diesem Zweck wurden die Augen der frisch getöteten Tiere zuerst herausoperiert.

Entkalken:

Mit Ausnahme der jungen Embryonen erforderte der Skleralring ein Entkalken (Titriplex oder Trichloressigsäure 5%) von 2-7 Tagen, je nach Augengrösse.

Einbetten, Schneiden:

Die Augen wurden in Paraplast eingebettet und horizontal mit einer Dicke von 7-15 μ geschnitten. (Teilweise erfolgten die Schnitte zusätzlich auch vertikal).

Entpigmentieren:

Zur Erreichung einer bessern Irisübersichtlichkeit entlang den Augenblättern wurden die Schnitte zum Teil mit H_2O_2 10% gebleicht.

Färbung:

Die Objekte wurden mit einer Trichromfärbung nach "Ladewig" gefärbt, die sehr differenzierte Resultate lieferte.

Kernfärbung: Eisenhämatoxylin nach Weigert

Ladewig-Lösung: Anilinblau

Goldorange

Säurefuchsin (Rubin S)

Mikrophotographien:

Als Mikroskop diente ein Wild M20 und als Kamera eine Pentax Spotmatic. Verwendet wurde ein Film Kodak Panatomic X.

Kurze Darstellung von Ciliarkörper und Iris

Der Ciliarkörper setzt sich aus folgenden Teilen zusammen:

Die Ciliarmuskeln (Cm) werden nach Anzahl, Verlauf und Stärke untersucht. Cramptonsehne, als Verbindungsstück zwischen Cramptonmuskel und Cornea, und Cramptonfaszie stehen in enger Beziehung zur Muskulatur. Das Ligamentum pectinatum iridis stellt eine Verbindung zwischen der Corneaperipherie und der Iris her. Das elastische Ringband hat seinen Standort im hintersten Teil des Ciliarkörpers. Grundplatte nennt man jenes lockere Gewebe, das aussen an die Pars ciliaris retinae, mit ihren beiden Augenblättern, anschliesst.

Weitere Bestandteile sind der Schlemmsche Kanal für den Abfluss des Kammerwassers, die Ciliarfalten, meridional verlaufende Gebilde der Grundplatte, und die Ciliarfortsätze, die mit der Linsenkapsel verwachsen sind.

Die drei, bei den Sauropsiden vorkommenden Skleraformationen, Fasersklera, Knorpelsklera und Knochensklera (Skleralring), gehören nicht mehr zum Ciliarkörper.

Die Iris zeigt einen einfacheren Bau:

Dominiert wird sie vom ringförmigen Sphinctermuskel. Der Dilator ist der radiäre Muskelanteil. Das bindegewebige Stroma mit seinen Gefässen wird vom Sphincter auf zwei, meistens sehr schmale Schichten verdrängt. Vorne wird die Iris durch das Endothel, das peripher in das Corneaendothel übergeht, und hinten durch die zwei Augenblätter der Pars iridica retinae abgegrenzt.

Allgemeine Erläuterungen zu den Zeichnungen und Schematas

Die Zeichnungen sind absichtlich an keinen festen Massstab gebunden. Würde ein solcher konsequent eingehalten, ergäbe sich zwangsläufig eine Unübersichtlichkeit bei der Darstellung kleiner Augen, da die Grössenunterschiede zu beträchtlich sind. Stattdessen ist eine massstäbliche Vergleichsstrecke beigelegt, die 10 μ für die Entwicklungs- und 1mm für die Vergleichsskizzen beträgt, mit deren Hilfe die Objektgrösse sichtbar wird.

Mit Ausnahme der Schematas wurden sämtliche Zeichnungen mit dem Zeichenspiegel ausgeführt. Auf eine detaillierte Beschriftung der Vergleichsdarstellungen wurde verzichtet, da die entsprechenden Bezeichnungen den einführenden Uebersichtsschematas entnommen werden können. Wo nichts anderes vermerkt ist, handelt es sich bei den vergleichenden Zeichnungen um adulte Stadien und um die Temporalseite.

Legende zu den Zeichnungen und Mikrophotographien

Ciliarkörper (Ck)	Cr	Crampton	} Ciliarmuskeln (Cm)
	Mü	Müller	
	Br	Brücke	
	Ri	Elastisches Ringband	
	Crs	Cramptonsehne	
	Crf	Cramptonfaszie	
	Eb,Aeq	Elastisches Aequatorialband	
	Sch	Schlemmscher Kanal	
	Grp	Grundplatte	
	Cf	Ciliarfortsatz	
	Ot	Ora terminalis retinae	
	Lp	Ligamentum pectinatum iridis	
	Mes	Mesenchym	
	vCb	Vorderes Ciliarband	
	hCb	Hinteres Ciliarband	

Iris (Ir)	Sph	Sphincter	} Pars iridiaca ret.
	Dil	Dilatator	
	Str	Stroma	
	En	Endothel	
	Au	Aussenblatt	
	In	Innenblatt	

Sklera	Co	Cornea
	Fsk	Fasersklera
	Knk	Knorpelsklera
	Knc	Knochensklera (Skleralring)
	Per	Perichondrium

Linse	Li	Linse
	Rw	Ringwulst
	Lk	Linsenkapsel
	Zo	Zonula

Uebrige	Re	Retina
	Ch	Chorioidea
	Gl	Glaskörper

Abb 1 Horizontalschnitt durch ein Vogelauge

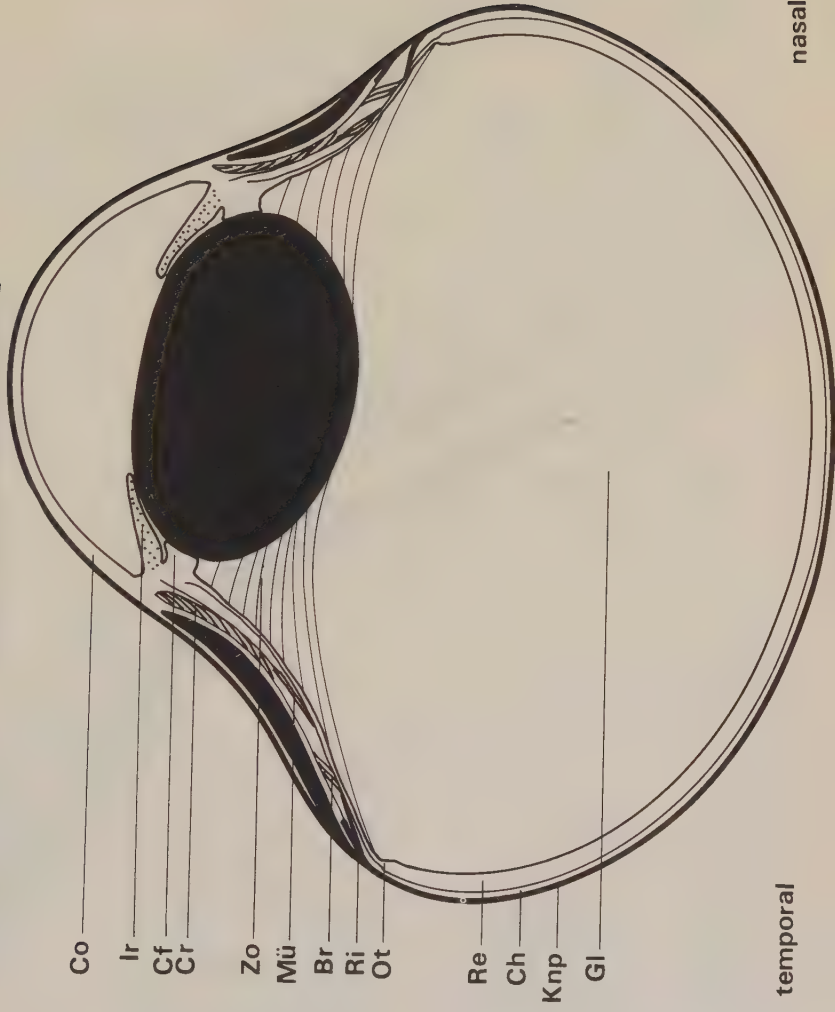


Abb 2 Temporale Ciliarregion

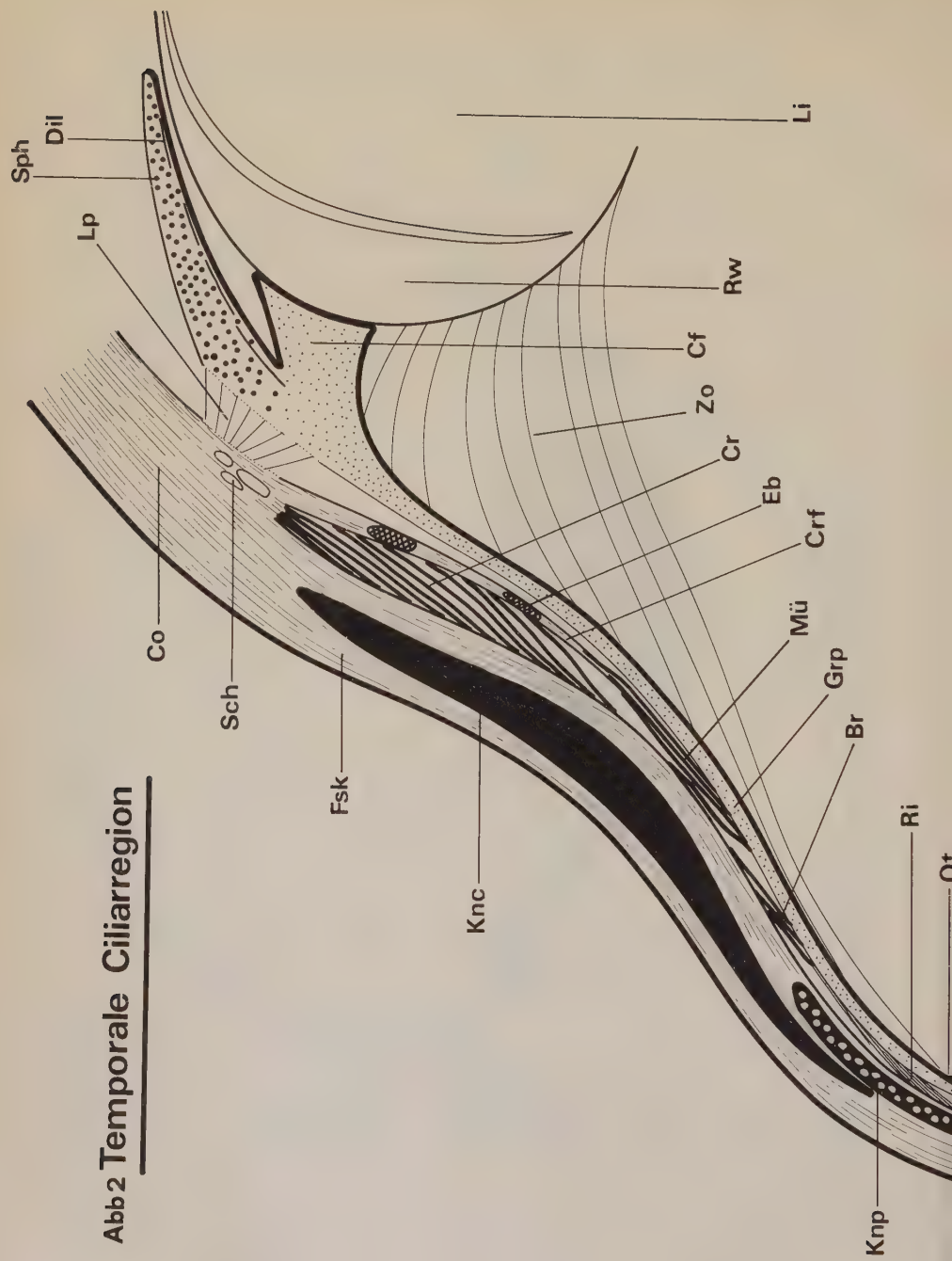
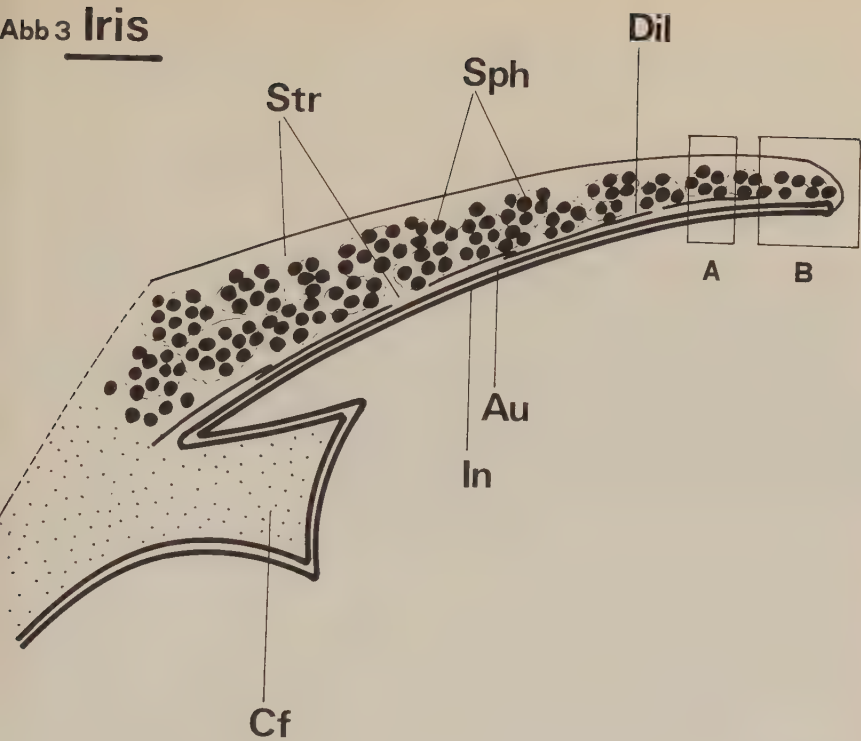
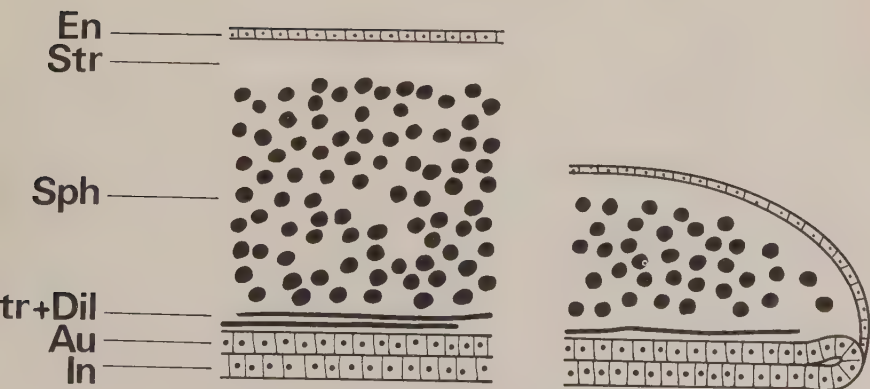


Abb 3 Iris



A

B



A. MORPHOLOGISCH - ANATOMISCHER

TEIL

KAPITEL I ENTWICKLUNG VON CILIARKOERPER UND IRIS

Ausführliche Untersuchungen am Hühnerembryo zum Entwicklungsstudium von Ck und Iris wurden bereits von Leplat (1912) vorgenommen. Er vertrat die Ansicht, dass solche Studien für das vollständige Verstehen der Adultsituationen unumgänglich seien. Im Mittelpunkt seiner Arbeit stand vor allem die detaillierte Beschreibung der Myoblastenentwicklung, was dem damaligen Wissen über die Muskelentwicklung durchaus angepasst war, während ich die Betonung mehr auf die bänderartigen Anlagen der Ck-Elemente und ihre gegenseitigen Lagebeziehungen legte.

a) Ciliarkörper

Vor dem 6.ET gibt es keine Differenzierungen, aber die Mesenchymzellen sind bereits meridional gerichtet. Am 6.ET kann man die Pars ciliaris retinae von der Pars optica anhand ihrer verschiedenen Strukturen unterscheiden.

Das innere Augenblatt wird nach vorn zu immer dünner und ist vollkommen unpigmentiert, während das äussere als Verlängerung des Pigmentepithels bis gegen den Pupillenrand Pigment enthält.

Die Irisanlage ist vorhanden, ebenso das Corneaendothel. Ausgehend vom peripheren Rand dieses Endothels im Kammerwinkel führt nun schon am 6.ET ein Band, das vordere Ciliarband, nach hinten, in dem die meridional gerichteten Mesenchymzellen dichter beieinander liegen als im umliegenden Gewebe. Je schmaler das Band vorne ist, desto grösser erweist sich die Zellendichte. Dem äusseren Blatt entlang beginnen sich zahlreiche Blutgefässe abzuzeichnen, und im hintern Ciliarbereich lassen sich die ersten Anlagen der elastischen Aequatorialbündel identifizieren.

Das Tempo des Differenzierungs- und speziell des Grössenwachstums ist in diesen frühen Embryonaltagen erstaunlich.

Am 7. ET stellt man eine sich rasch intensivierende Pigmentierung des Aussenblattes fest. Während die Retina an Dicke zunimmt, verschmälert sich die ciliare Partie des retinalen Blattes. Die Ora terminalis retinae, welche die Grenze zwischen Retina und dem Innenblatt der Pars ciliaris retinae, wie die retinale Fortsetzung in der Ciliarzone genannt wird, bildet, ist erst vage zu lokalisieren.

An diesem Tage treten zum ersten Mal die Ciliarfalten und die Ciliarfortsätze auf. Beides sind Formationen der Grundplatte, wobei die meridional verlaufenden Falten an Augenquerschnitten nur schlecht erkennbar sind. Die Fortsätze sind Auswüchse im vordern Ciliarbereich, die sich dem Linsenäquator nähern. Das vorhin erwähnte Mesenchymband hat Gesellschaft bekommen in Form eines zweiten Bandes, das von hinten nach vorn wachsend, die Corneaaussenseite anzusteuern scheint.

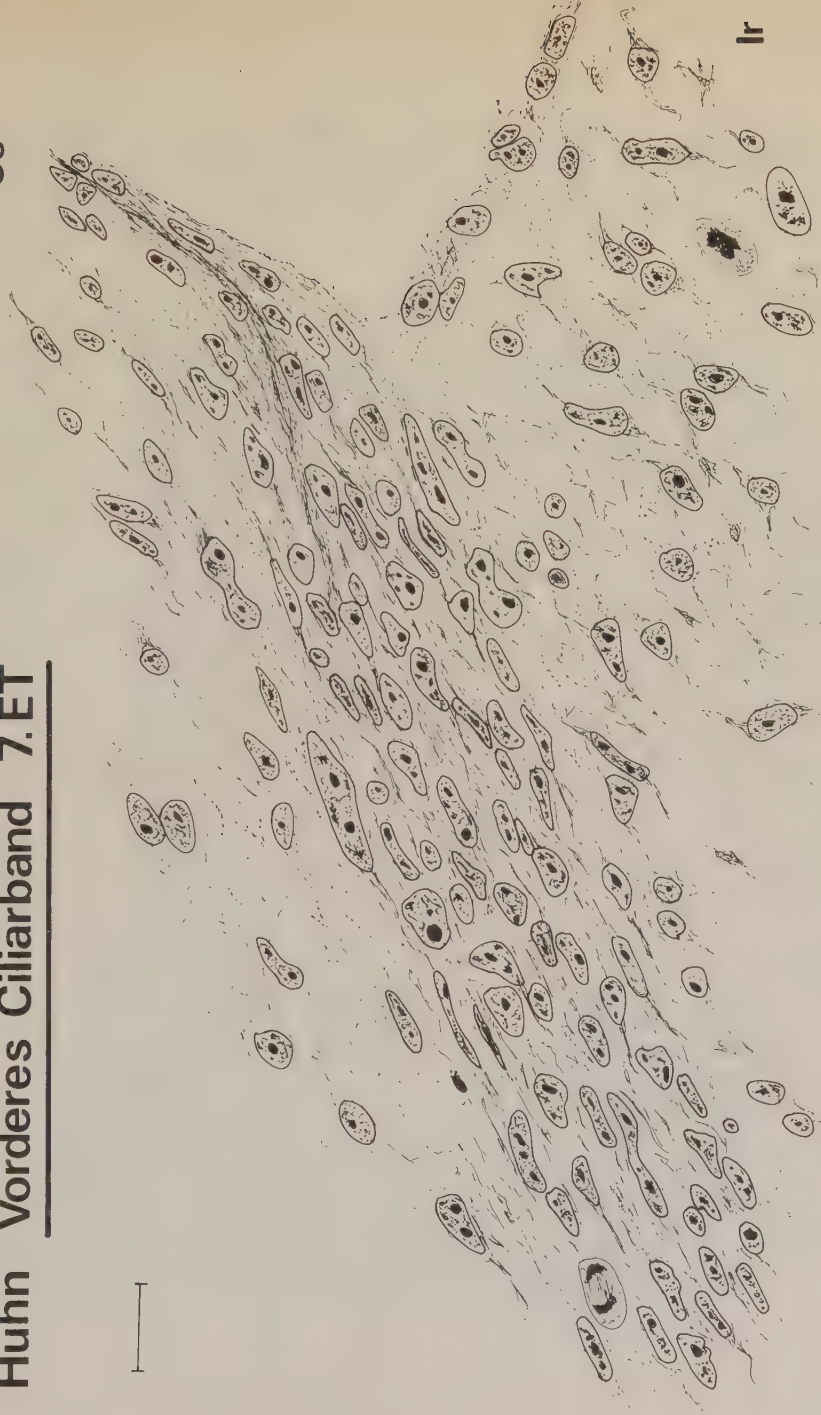
Es zeigt die gleiche Zellenzusammensetzung und strahlt aus der mesenchymalen Knorpelanlage hervor. Der hyaline Knorpel, der bei den Sauropsiden schalenförmig die Sklera bildet, differenziert sich wie sämtliche proximalen Gewebeschichten von hinten nach vorn; dies gilt somit ebenfalls für Retina, Pigmentepithel und Chorioidea.

Entlang der Pars ciliaris liegen die Mesenchymzellen in der zukünftigen Grundplatte wiederum dichter, ohne dass man von einem Band sprechen müsste. Auf weiten Strecken berühren diese Zellen das Aussenblatt nicht, weil sich mehr oder weniger meridional liegende, dünne Gefässe dazwischen bilden.

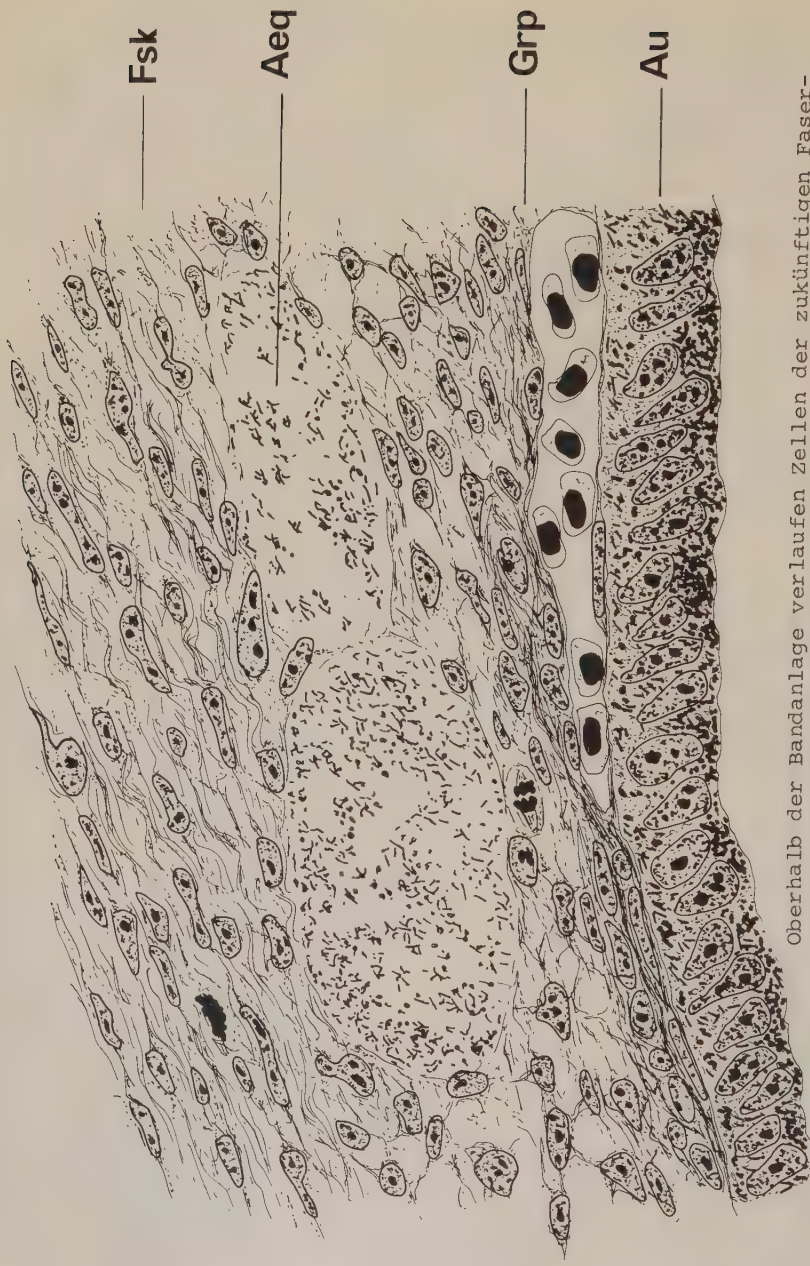
Die Anlagen der elastischen Äquatorialbündel werden als ovale Oeffnungen im hintern Ciliarabschnitt zwischen Grundplatte und zweitem Band lokalisiert. Die Lumen sind dicht gefüllt mit quer getroffenen, feinen Fäserchen.

Huhn Vorderes Ciliarband 7. ET

Co



Man sieht deutlich, wie das Ciliarband aus der Corneainnenseite mündet und die zahlreichen, in der Mitte eingeschnürten Zellkerne.



Oberhalb der Bandanlage verlaufen Zellen der zukünftigen Faser-
sklera. Unterhalb erkennt man einen Ausschnitt aus der Grundplatte
mit einem Blutgefäß und dem Aussenblatt der pars ciliaris retinae.

Am 8.ET hat das Aussenblatt eine weitere Verdünnung erfahren. Gleichzeitig sind die Ciliarfalten in starkem Wachstum begriffen; ihre Anzahl erhöht sich jetzt von Tag zu Tag. Wir finden die Falten dicht zusammengedrängt, wobei die Schlingen jeweils in 180°-Kurven gelegt sind. Vorläufig sind die Schlingen nur mit Mesenchym erfüllt.

Der 9.ET zeigt im Aussenblatt zum ersten Mal sogenannte Pigmentknospen. Es handelt sich dabei um eine Emigration von Pigmentzellen ins benachbarte Gewebe, in diesem Fall in die Grundplatte. Eine solche Knospe wird gebildet, indem an einer Stelle des normalerweise einschichtigen Aussenblattes eine Zellteilung stattfindet, wodurch vorerst ein Zellhaufen entsteht. Danach verlassen eine oder mehrere dieser neugebildeten Zellen das Epithel und wandern aus.

Zur Situation in der Cornea muss ich an dieser Stelle eine Bemerkung einflechten; bereits zu diesem Zeitpunkt zeichnet sich eine ungleichmässige Faserverteilung über den Querschnitt ab. Aussen und vor allem innen am Endothel liegen die Kerne und die in Bildung begriffenen Fasern deutlich dichter als in der Querschnittsmitte. Dies ist ein erster Hinweis auf die später entstehenden zwei Cornealamellen.

Von eminenter Bedeutung ist nun die Tatsache, dass das vordere ciliare Band aus der innersten Corneaschicht in den Ciliarkörper mündet. Wenn man weiss, dass aus diesem Band der Cramp-tonmuskel und dessen Sehne hervorgehen werden, erkennt man sofort den Zusammenhang zwischen Cornea und Muskel, der bei der Corneaakkommodation eine Rolle spielen wird.

Das Band hat auf den 9.ET eine weitere Verdichtung vollzogen. Im hintern Ciliarbereich hat sich ein weiteres Mesenchymband herauskristallisiert, das innerhalb des dort schon bestehenden nach vorne stösst und dem vordern Band genau entgegen läuft. Ich nenne es deshalb hinteres Ciliarband.

Ein viertes Band ist zu dieser Zeit erst schwach angedeutet. Sein Verlauf führt es zuäusserst, parallel zu den bereits erwähnten Bändern, von hinten nach vorne. Wir haben jetzt also im ganzen vier Bänder vor uns: die beiden Ciliarbänder und die zwei äusseren Bänder, die noch bezeichnet werden müssen. Das aus der Knorpelanlage strahlende, gegen die Corneaaussenseite ziehende Band, möchte ich Faserskleraband nennen, weil später die Fasersklera daraus entsteht. Mit Knochenskleraband bezeichne ich das zuletzt genannte Band als Anlage des köchernen Skleralringes. Allein rein färberisch treten innerhalb dieser vier Bänder Unterschiede auf, indem die Sklerabänder blau und die Ciliarbänder mehr violett gefärbt sind.

Interessanterweise sind im vordern Ciliarband nur selten Mitosen anzutreffen, obwohl die Zahl der Kerne von Tag zu Tag erheblich zunimmt. Hingegen erkennt man viele lange, in der Mitte eingeschnürte, oder zum Teil kurz vor der Halbierung stehende Kerne. Dies lässt auf eine amitotische Kernteilung schliessen. Leplat(1912) sagte dazu, er habe die Art der Vermehrung nicht sehen können und keine Mitosen gefunden, die man mit Sicherheit einem Myoblasten zuordnen könnte. Andererseits wollte er nicht nur aus der Tatsache auf Amitosen schliessen, dass viele Kerne in der Mitte eine Verengung zeigen. Doch gab er zu, dass sich die Kerne wahrscheinlich direkt teilten. Allerdings fand ich auch einige wenige Mitosen zwischen den vielen langgestreckten Kernen, wobei es sich aber offenbar um verstreute Bindegewebezellen der benachbarten Fasersklera handelt. Heute weiss man, dass sich Muskelkerne häufig amitotisch teilen.

Das vordere Ciliarband beginnt sich nun mit grossen, längsgerichteten Lumen zu durchsetzen. Wir kommen dabei zu einem neuen Bestandteil des Ciliarkörpers, zum sogenannten Schlemmschen Kanal oder Sinus venosus. Die Bezeichnung Kanal ist eigentlich insofern nicht ganz korrekt, als es sich nicht um einen einzelnen Ring, sondern um mehrere sich verzweigende Aeste handelt. Die Lumen erstrecken sich embryonal vorläufig noch weit nach hinten in den Ciliarkörper; beim adulten Tier ist er aber in der vordersten Partie zu lokalisieren, zwischen den Fasern der Cramptonsehne durchziehend. Seine Aufgabe besteht darin, das sich in den Ciliarfalten ständig neu bildende Kammerwasser aufzunehmen und abzuleiten.

Die Lumen sind am 9.ET zum ersten Mal sichtbar und zwar innerhalb des vordern Ciliarbandes. Innen sind die Lumen durch die jetzt noch lockern Fasern der zukünftigen Cramptonfaszie begrenzt. Leplat glaubte, es sei unmöglich, das erste Auftreten exakt zu datieren und erwähnte den Kanal nicht vor dem 13. ET.

Ein weiterer Ciliarkörperteil, der am 9. ET zum ersten Mal Beachtung verdient, ist das Ligamentum pectinatum iridis.

Der Name deutet an, dass es in irgend einer Beziehung zur Iris steht. Man versteht darunter ein netzartiges, lockeres Gebilde im Gebiet unmittelbar hinter dem Kammerwinkel.

Beim adulten Tier verbindet es Corneaperipherie, Irisperipherie und Basis der Ciliarfortsätze in Form von starken Fasern und spielt eine Rolle bei der Linsenakkommodation.

Wie ich schon erwähnte, richten sich die Zellen im Ciliarkörper früh meridional aus; das Ligamentum dagegen kontrastiert zu diesem Zeitpunkt mit einem Mesenchym jener typischen, netzartigen Verflechtung der Plasmafortsätze. Die Kerne haben eine annähernd runde Form. Mitosen findet man keine; hingegen einige eingeschnürte Kerne.

Am proximalen Ende des hintern Ciliarbandes sieht man die Anlage des elastischen Ringbandes; feine, parallel gerichtete Fäserchen verlaufen zwischen der Knorpelanlage und der zukünftigen Grundplatte.

Für den 10. ET gilt im wesentlichen dasselbe wie für den vorherigen Tag. Nur haben sich alle erwähnten Ck-Teile deutlicher durch Anzahl und Farbe der Zellkerne hervorgehoben.

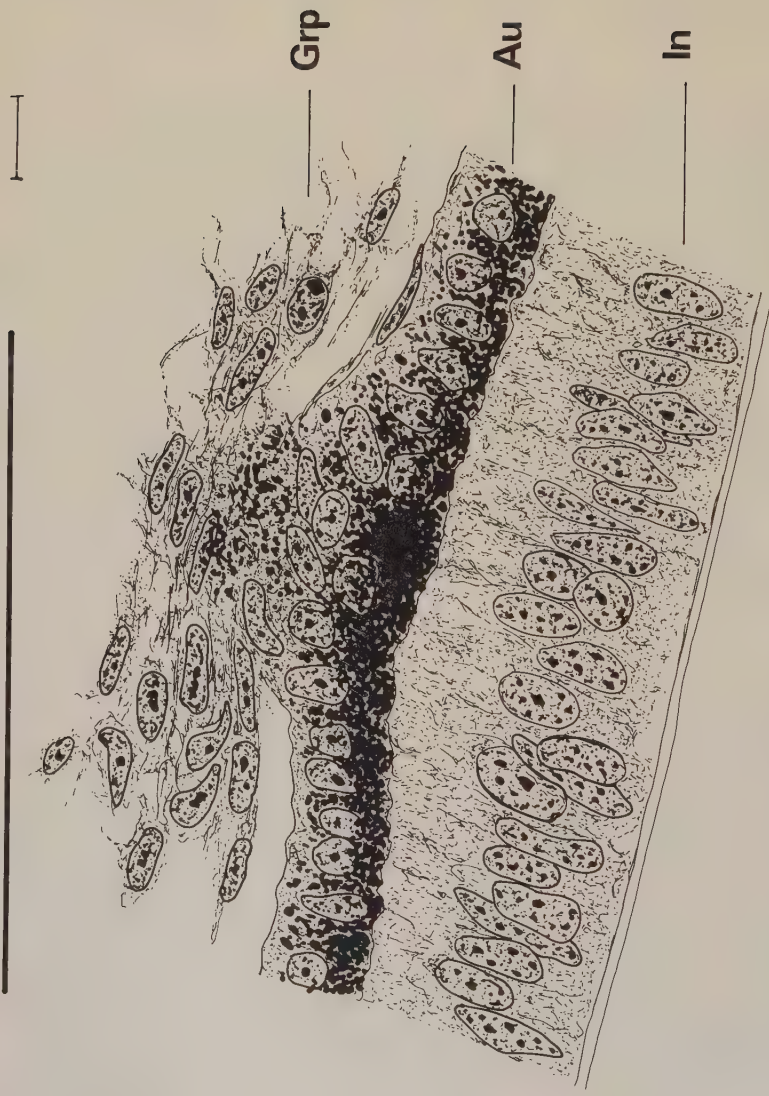
Neu ist allerdings, dass sich die beiden Ciliarbänder in der Mitte des Ck vereinigt haben. Sie sind violett gefärbt und repräsentieren gesamthaft die Anlagen der Cm, des elastischen Ringbandes und der Cramptonsehne. Die Muskeln gehen also schliesslich aus einer gemeinsamen Anlage hervor; die Umwandlung der Mesenchymzellen in Myoblasten ist inzwischen erfolgt, und teilweise wachsen bereits Myofibrillen aus.

Der zukünftigen Muskelschicht innen unmittelbar anliegend verläuft vom Kammerwinkel bis gegen die Mitte des Ck ein neues, schmales Bändchen bindegewebiger Natur. Ich möchte es als Anlage der Cramptonfaszie bezeichnen, wobei ich zum Teil die Ausdrucksweise von Franz übernehme, der einfach von einer Faszie spricht. Sie grenzt innen an die Grundplatte und dient aussen als Ansatzstelle des Grossteils der Cramptonfasern und am Hinterende als Ansatz für den Müllerschen Cm. In ihr eingebaut oder aussen anliegend wachsen mehrere elastische Aegatorialbündel heran, die vom selben Typ sind wie das elastische Ringband.

Die Ciliarfortsätze beginnen jetzt gegen die Linse auszuwachsen.

Die Differenzierung hat am 11. ET allgemein weitere Fortschritte gemacht. Von den ursprünglich zwei Ciliarbändern ist nach ihrem Zusammentreffen in der Mitte des Ck nur noch ein einziges Band zu sehen, das als Fortsetzung der Corneainnenlamelle vorne beginnt, ausserhalb der Schlemmschen Lumen vorbeizieht, kurz danach seine grösste Breite erreicht, nach hinten zu schmaler wird und hinter der Ora terminalis retinae an die Innenseite der Knorpelschale führt. Die grösste Zelldichte weist aber mit Abstand der vorderste Teil des Bandes auf, bei dem die Kerne ziemlich klein und vorwiegend länglich und schmal gebaut sind. Im Mittelteil des Bandes entstehen mehrere Mitosen, die aber sicher dem bindegewebigen Teil angehören, der gegenüber dem Muskelband keineswegs scharf abgegrenzt ist. Die am weitesten fortgeschrittenen Myoblasten besitzen schon recht dicke Fibrillen; beim Betrachten des Bandes fällt einem auf, dass sich die Myoblasten nicht synchron entwickeln, sondern verschiedene Entwicklungsstadien nebeneinander existieren. Man realisiert dies auch an der Gestalt der Myoblastenkerne, die von rund zu lang-oval wechselt. Im Gebiet des elastischen Ringbandes nehmen die Kerne eine sehr lange, dünne Form an.

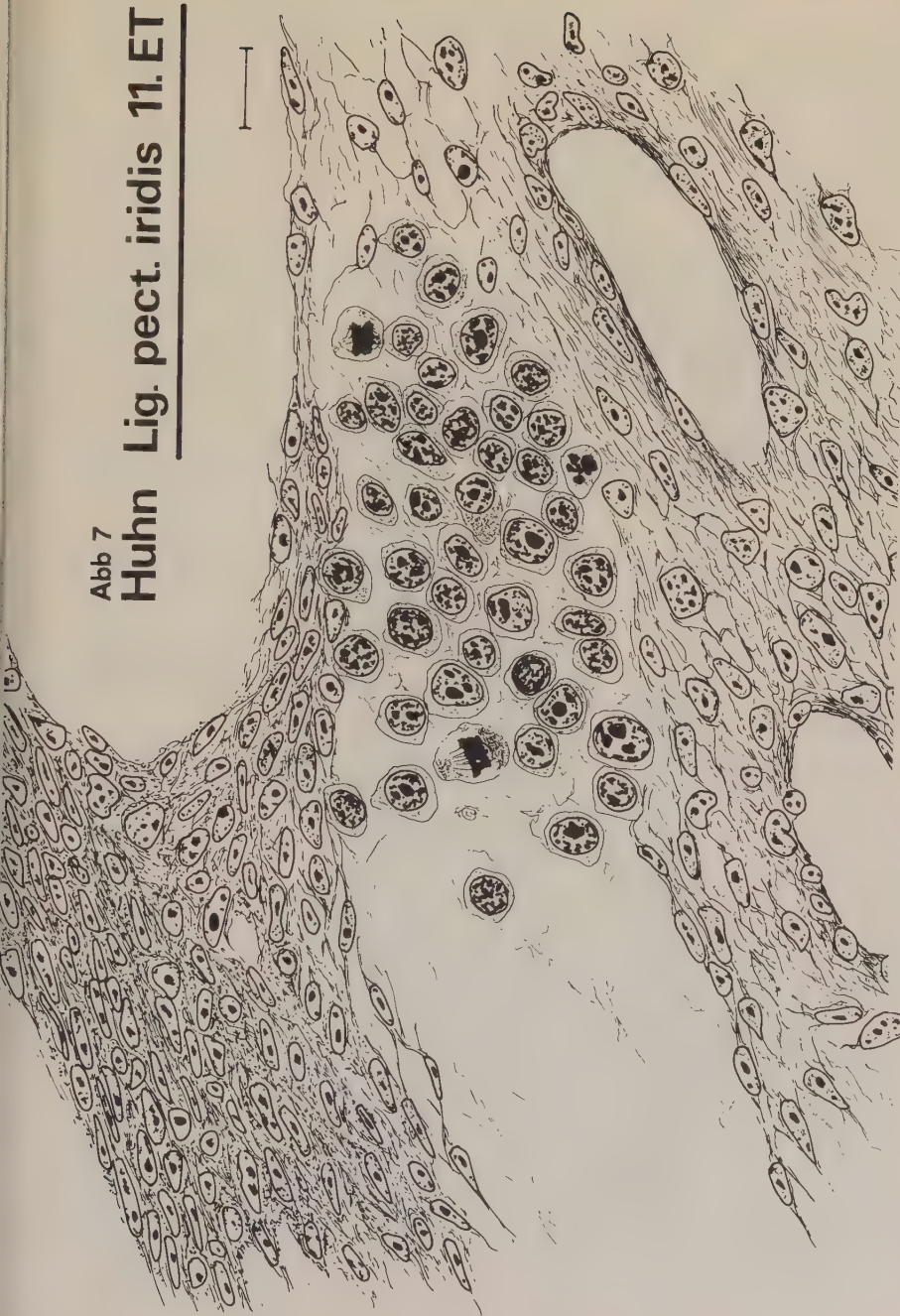
Abb 6 Pigmentknospe im Ck 11.ET



Die Knospe setzt sich aus einem wirren Haufen von Epithelzellen zusammen, die in die Grundplatte auswandern. Ganz unten verläuft die Glaskörperhaut dem Innenblatt entlang.

Abb 7

Lig. pect. iridis 11. ET



Oben links sieht man eine Partie des vorderen Ciliarbandes mit den kleinen, eng beieinander gelagerten Zellkernen, unten die Lumen zweier Gefässanlagen. In der Mitte gruppieren sich die typischen Mitosestadien. Nach rechts würde die Iris anschliessen.

Das nächstäussere Band als Anlage der Fasersklera erstreckt sich nach wie vor vom Knorpelrand bis in die Corneaaussenlamelle. Die dazu gehörigen Kerne sind kleiner als diejenigen des Ciliarbandes und zeigen, dicht gedrängt, eine spindelartige Form.

Bekanntlich schliesst in der hintern Partie des Ck, ausserhalb des Fasersklerabandes, die Anlage des Skleralringes an, auf dessen Entwicklung ich nicht eingehe. Fest steht, dass er keine Knorpelvorstufe hat.

Eine eigenartige Beobachtung macht man im Areal des zukünftigen Ligamentum pectinatum iridis, bei dem in einer Zusammenballung vieler Zellen schubartige, mitotische Zellteilungen stattfinden. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um einen Vorgang in der Bildung der Ligamentumfasern. Dasselbe spielt sich in kleinerem Rahmen etwas weiter hinten, auf der Höhe der Schlemmschen Kanallumen, im Grundplattengewebe ab (siehe Abb.7).

Die Ciliarfalten beginnen unregelmässig zu werden, indem durcheinander Schlingen verschiedener Grössen vorkommen. In jeder Falte verläuft nun unmittelbar in der Rundung ein Blutgefäss.

Am 12. ET erkennt man zum ersten Mal an einigen Myofibrillen ganz schwach eine Querstreifung und zwar gleichzeitig in allen vier Quadranten, temporal-nasal, dorsal-ventral.

Leplat erwähnt dieses erste Erscheinen am 11. ET.

In der Mittelzone des Bandes liegen wiederum einige Mitosen eingestreut; aber ganz vorne im werdenden Sehnenstück zwischen Cornea und Cramptonmuskel, wo die Kerne ausserordentlich dicht gelagert sind, entdeckt man nie eine Mitose.

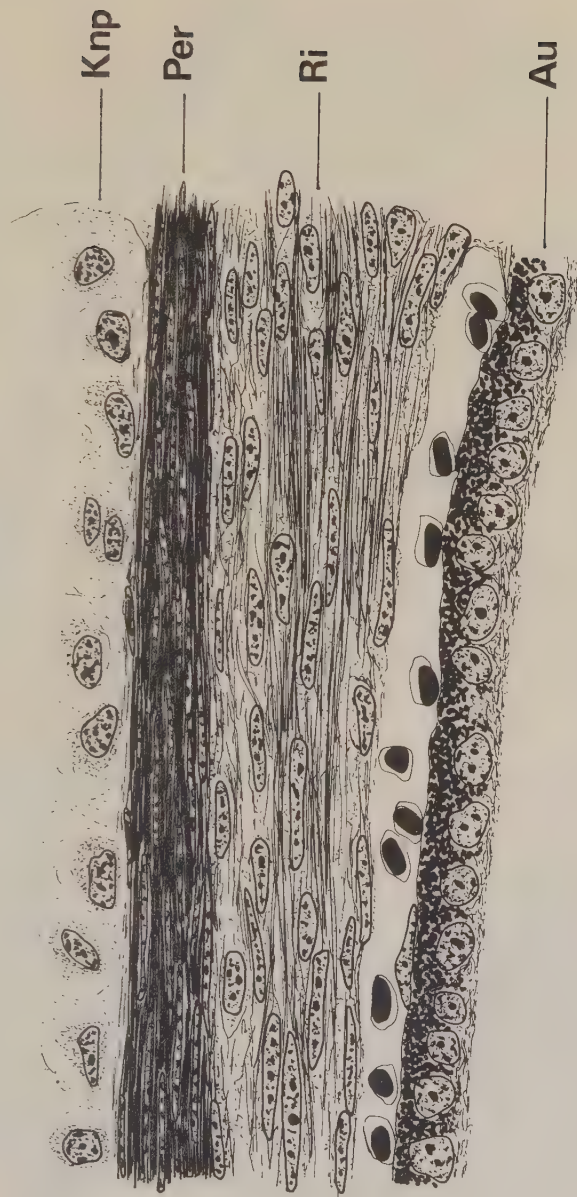
Das Grundplattengewebe darf nicht mehr als mesenchymatisch bezeichnet werden, denn daraus ist dem äussern Augenblatt entlang eine lockere Schicht, netzartig miteinander verknüpfter Bindegewebezellen geworden. Dem Blatt direkt anliegend etablieren sich zahlreiche kleine Gefässe.

Das ganze Gewebe wird vom 13. ET an, wegen des raschen Längen- und Dickenwachstums der verschiedenen Zellfasern, stark verdichtet. Die Fasersklera entwickelt sich zu einem straffen, faserreichen, geflechtartigen Bindegewebe, während sich im Ciliarband die Querstreifung verstärkt. Eine Unterteilung in einzelne Muskelportionen ist aber noch nicht erkennbar.

Im Ligamentumgebiet lassen sich noch immer vereinzelte Mitosenkerne nachweisen. Dieser Teil des Ck hat offenbar im Vergleich mit andern Partien eine verzögerte Entwicklung.

Am 14. ET ist jetzt histologisch die Cramptonsehne klar vom Muskelgewebe zu unterscheiden. Die Sehnenkerne sind kleiner als Myoblastenkerne und besitzen meistens eine lange, dünne Form. Die Zellen liegen so dicht, dass ihre Fasern schlecht sichtbar

Huhn Elast. Ringband 13. ET



Die Kerne des elastischen Ringbandes zeigen die charakteristische lange und schmale Form. Rechts aussen schliessen die ersten quergestreiften, noch dünnen Myofibrillen des Brückeschen Ciliarmuskels an. Das Band ist am Perichondrium des Sklerakorpels verankert.

sind. Das Sehnengewebe ist wie die Muskulatur weinrot gefärbt und wird von blauen, meridional laufenden Bindegewebefasern aus der Cornea durchzogen.

Wie schon Leplat feststellte, setzt sich die sich entwickelnde Muskulatur aus verschiedenen Differenzierungsstadien zusammen. Das elastische Ringband wird durch ein Bündel, bestehend aus feinen, parallel gerichteten Fasern mit langen, dünnen Kernen dargestellt. Die Fasern sind jedoch ohne Querstreifung, sodass eine Verwechslung mit Muskelfasern ausgeschlossen werden kann.

Die verspätete Entwicklung des Ligamentum pectinatum iridis setzt nun endgültig ein; das zuerst netzartige Mesenchym wird durch einen gerichteten Zellverband mit auffallend derben und langen Fasern abgelöst, deren Bildung vorne beginnt und dann nach hinten über das ganze Ligamentumgebiet fortschreitet. Mit dem Auswachsen der Zellfasern geht ein Formwechsel des Kerns parallel, indem der rundliche Mesenchymkern in einen langen oder auch ovalen Kern übergeht.

Immer noch existieren in der Pars ciliaris retinae viele Pigmentknospen. Zum Teil haben ganze Pigmentballen das Aussenblatt verlassen und halten sich jetzt im Grundplattengewebe auf.

Am 15. ET registriert man nebst einem weiteren starken Längen- und Dickenwachstum der Zellfasern einen aufkommenden Kernschwund in Cornea und Fasersklera.

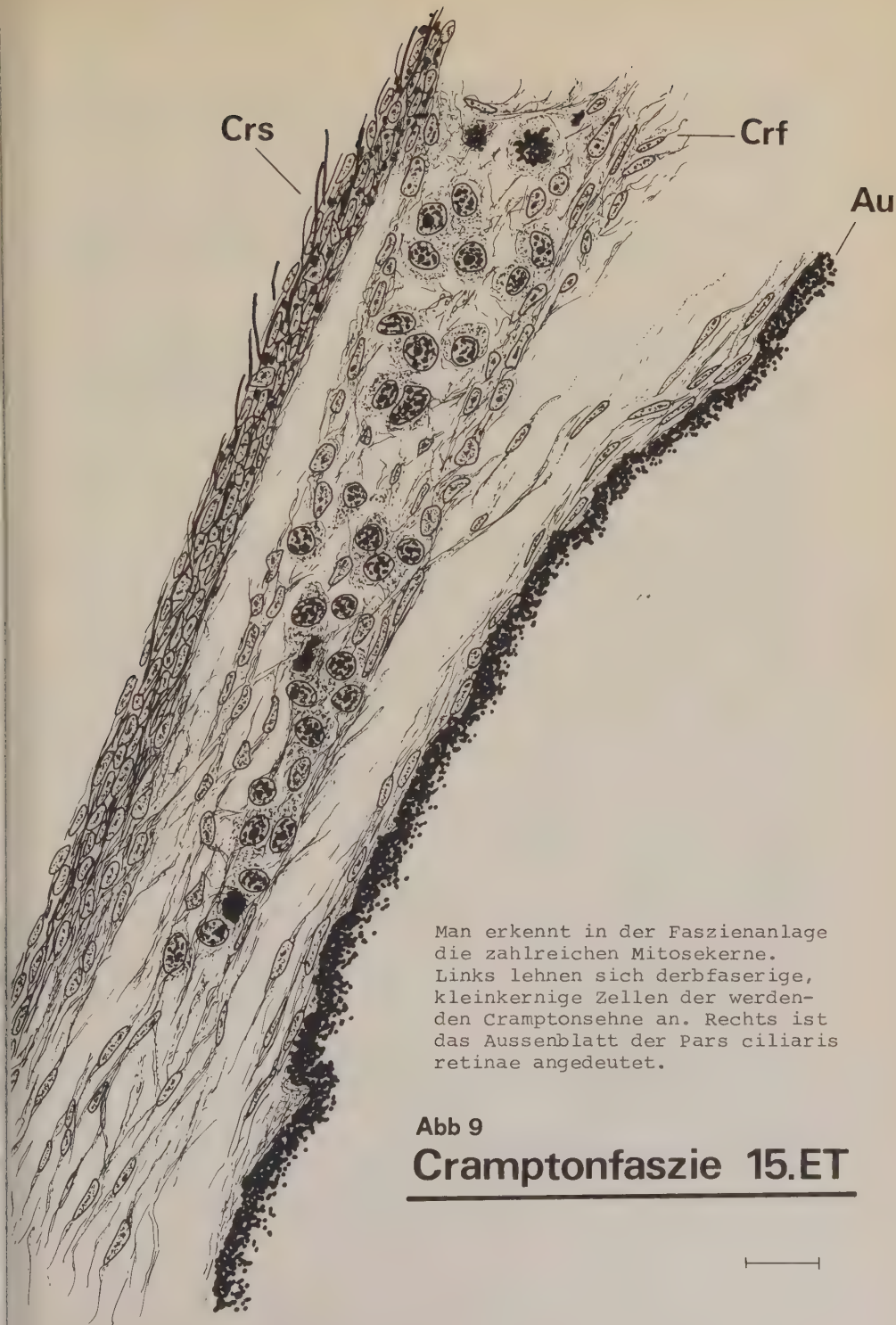
Erstaunt wird man mit einem erneuten mitotischen Kernteilungsschub im teilweise bereits gebildeten Gewebe der Cramptonfaszie konfrontiert, was zu diesem späten Zeitpunkt nicht mehr erwartet wird.

Der 16. ET bringt nichts wesentlich neues, sodass ich gleich zum 17. ET übergehe.

Die Ciliarfortsätze legen sich nun wenig vor dem Linsenäquator stempelartig an den Ringwulst.

Die Situation um die Cramptonfaszie wird erst jetzt richtig übersichtlich. Räumlich betrachtet ist es ein Mantel einer schief abgeschnittenen Pyramide, an dessen Aussenseite fast alle Cramptonfasern ansetzen. Die Faszie lässt sich bis nach vorn zum Kammerwinkel verfolgen, innig verwachsen mit der Cramptonsehne, und dient zugleich als Ausgangsbasis der Ligamentumfasern, die nach innen eine Verbindung zur Irisperipherie und zur Basis der Ciliarfortsätze herstellen.

Eine Unterteilung des Muskelbandes in einzelne Portionen zeichnet sich ab; doch will ich erst später darauf eingehen.



Man erkennt in der Faszienanlage die zahlreichen Mitosekerne. Links lehnen sich derbfaserige, kleinkernige Zellen der werdenden Cramptonsehne an. Rechts ist das Aussenblatt der Pars ciliaris retinae angedeutet.

Abb 9

Cramptonfaszie 15.ET



Das Auge hat am 18. ET inbezug auf den Differenzierungsgrad nahezu den Endzustand erreicht. Es folgt jetzt vor allem noch eine Grössenzunahme, die auch postembryonal noch eine Weile andauern wird.

Das Stadium des 19. ET erweist sich als besonders gut geeignet, die Muskelverhältnisse zu studieren, da die Ciliarzone völlig intakt geblieben ist, und sich Embryonen ohnehin leichter schneiden lassen als adulte Stadien.

Aus der gemeinsamen Muskelanlage haben sich drei Portionen herauskristallisiert:

Der faserreichste Muskel ist der vorderste, der Cramptonsche Muskel. Der Grossteil der Fasern zieht von der schon oft erwähnten Cramptonfaszie, als bewegliche Ansatzstelle, schräg nach hinten-aussen an den Faserüberzug des Skleralringes als feste Insertion. Die vordersten Cramptonfasern münden direkt aus der Cramptonsehne. Der ganze Muskel erstreckt sich ungefähr über die halbe Länge des Ck.

Der Brückesche Muskel zeigt sich als der schwächste Muskel; seine Fasern führen hinten von der Grundplatte nach vorn-aussen an den Faserüberzug des Skleralrings, wobei die Grundplatte die bewegliche Insertion darstellt.

Müller beschrieb noch einen dritten Muskel, dessen Fasern knapp vor der Ansatzstelle des Brücke von der Grundplatte weg nach vorn an das Endstück der Cramptonfaszie ziehen und also eigenartigerweise keine festen Insertionen vorweisen. Zwischen den Ansatzstellen des Brücke und des Müllers an der Grundplatte besteht jeweils immer eine kleine Lücke, sodass die beiden Bündel gut strukturell auseinander gehalten werden können. Die Abklärung des Verlaufs der Müllerschen Fasern gestaltete sich trotzdem sehr mühsam, nicht zuletzt ihrer beträchtlichen Länge wegen. Ich kam beim Hühnchen zum Ergebnis, dass temporal Fasern des Müllerschen Pakets nicht nur an die Cramptonfaszie, sondern auch an den Faserüberzug des Skleralrings führen. Den Gedanken, das Endstück der Cramptonfaszie könnte mitsamt den Müllerschen Fasern an diesem Ueberzug befestigt sein, habe ich wieder verworfen. Auf den Präparaten existiert jedenfalls keine Verbindung, und es sieht auch nicht aus, als ob ein Zerreißprodukt vorläge, umsoweniger, als diese Stelle genügend solid gestaltet sein müsste, um den Muskelkräften des Müllers zu trotzen.

Das elastische Ringband inseriert einerseits an der Innenseite der Knorpelsklera und anderseits an der beweglichen Grundplatte, unmittelbar hinter den Abgängen der Brückeschen Fasern.

Die Grundplatte präsentiert sich als sehr locker und stellt ein recht grobmaschiges Netz mit dünnen, spindelförmigen Kerne dar. Zwischen den Fasern sind weiterhin zusammengeschlossene Ballen ausgewanderter Pigmentkörper erkennbar.

Auf die Fasern des Ligamentum pectinatum iridis werde ich bei der Besprechung des adulten Huhnes zurückkommen.

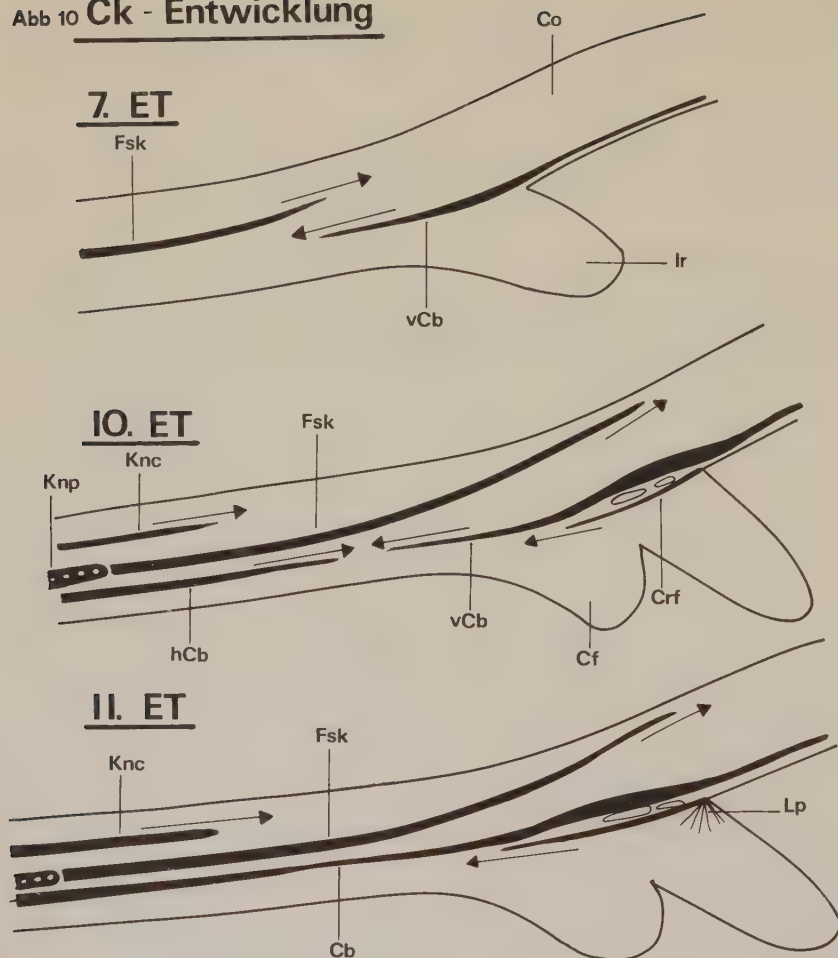
Die Lumen des Schlemmschen Kanals sind nicht mehr rund oder oval wie zu Beginn der Embryonalzeit, sondern meist eckig mit mehreren Ein- und Ausbuchtungen.

An einigen Schnitten kann man schön den Abflusskanal verfolgen; er führt, eingebettet in der Fasersklera, aussen um den vordern Rand des Skleralrings herum und strebt nach hinten.

Der 20. ET war der Schlüpftag. Dieses Auge wurde nur vertikal geschnitten, wobei sich zeigte, dass hier dieselben Verhältnisse vorliegen wie in der horizontalen Ebene.

Die dorsale Ciliarzone ist etwas länger als die ventrale; doch ist die Asymmetrie nicht so ausgeprägt wie naso-temporal.

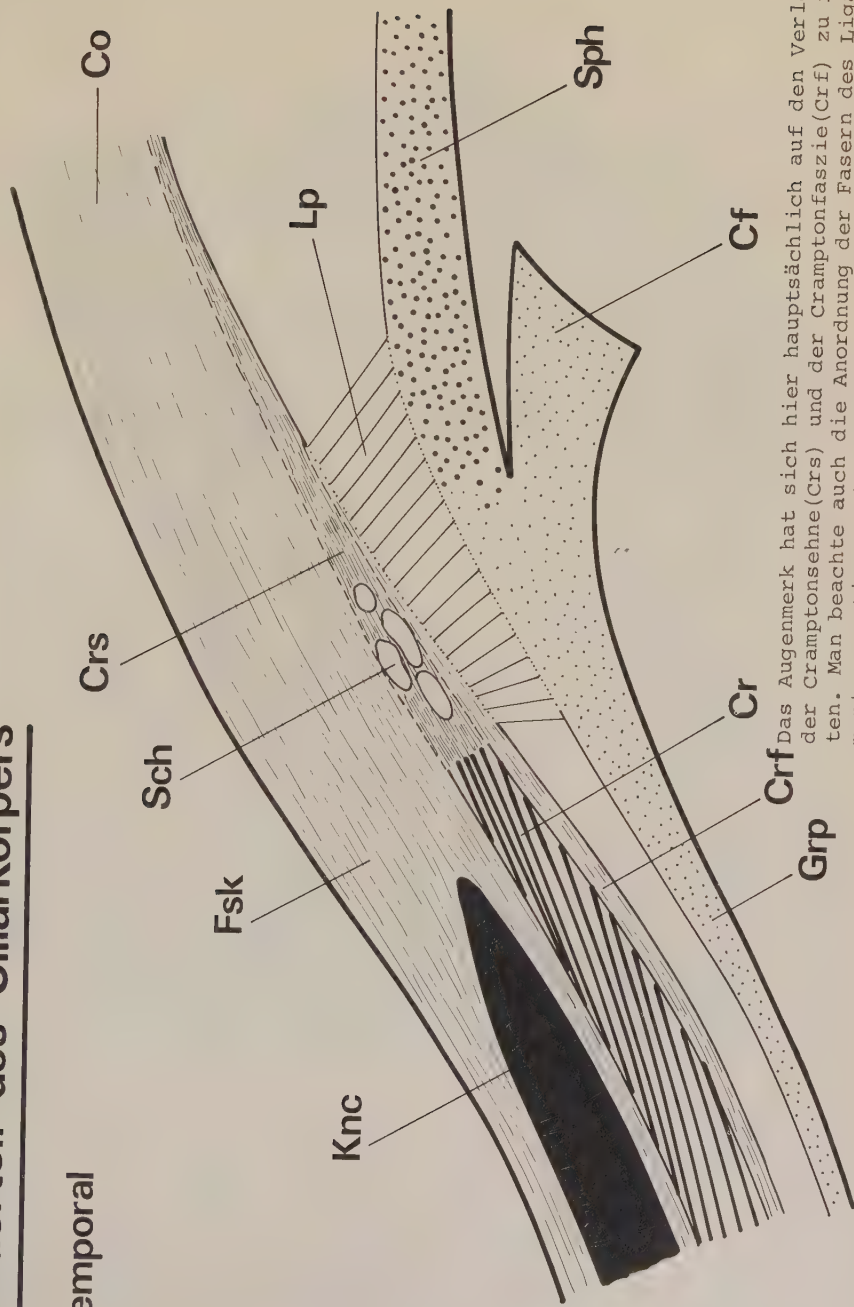
Abb 10 Ck - Entwicklung



Die schematischen Skizzen veranschaulichen drei markante Entwicklungsstadien, in denen auf die verschiedenen Bänderformationen hingewiesen wird. Am 7.ET existieren das aus der Corneainnenseite nach hinten wachsende vordere Ciliarband(vCb) und das in entgegengesetzter Richtung strebende Band der Fasersklerranlage(Fsk). Der 10.ET präsentiert nebst der Knorpelanlage(Knp) insgesamt fünf Bänder, wovon sich die Anlagen für den Knochenring(Knc), die Fasersklerra und das hintere Ciliarband(hCb) von hinten nach vorn, während sich das vordere Ciliarband und die Anlage der Cramptonfaszie(Crf) von vorn nach hinten ausdehnen. Am 11.ET wird die Vereinigung der beiden Ciliarbänder dargestellt. Die Anlage des Schlemmschen Kanals finden wir als länglich-ovale Lumen zwischen vorderem Ciliarband und Cramptonfaszie vor.

Vorderteil des Ciliarkörpers

temporal



Das Augenmerk hat sich hier hauptsächlich auf den Verlauf der Cramptonsehne(Crs) und der Cramptonfaszie(Crf) zu richten. Man beachte auch die Anordnung der Fasern des Ligamentum pectinatum iridis(Lp). Die Lumen des Schlemmschen Kanals(Sch) sind in die Cramptonsehne eingebaut.

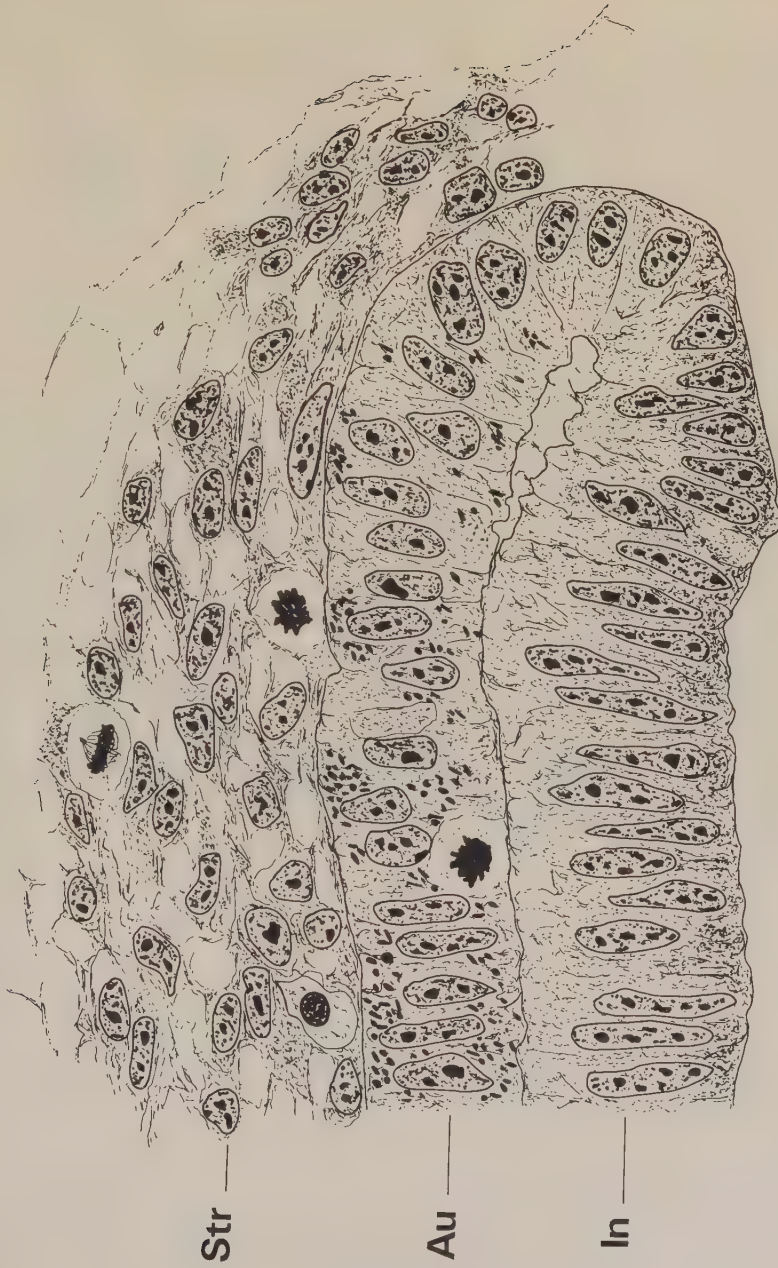
b) Iris

Die Irisanlage ist am 6. ET in der Form eines kurzen Zapfens gebildet. Bei Leplat trifft dies erst nach $7\frac{1}{2}$ ET zu. Den dominierenden Anteil bilden vorläufig die beiden Augenblätter der Pars iridiaca retinae, wie die zwei einschichtigen Epithelien in der Iriszone bezeichnet werden. Der Pupillrand ist Umfaltstelle der Blätter. Sie sind sehr breit, vor allem das innere (ca. 25μ).

Der hochprismatischen Zellform entsprechend sind die Kerne lang und stehen nicht alle auf dem gleichen Niveau. Die Pigmentierung ist noch spärlich und beschränkt sich auf das äussere Blatt.

Das Stroma ist mesenchymatisch, aber doch schon weitgehend radiär gerichtet. Mitosestadien im Stroma und in den Blättern sind häufig.

Abb 12 Huhn Iris 6.ET



Die beiden Augenblätter sind dominierend. Man beachte die noch spärliche Pigmentierung des Aussenblattes.

Am 7. ET ist man einmal mehr verblüfft ob der Entwicklungsgeschwindigkeit, die zu Beginn der Embryonalperiode vorgelegt wird; die Irisanlage hat sich innerhalb eines Tages gut um das doppelte verlängert, wobei das ganze Irisareal schon jetzt vom Ciliarkörperareal abgetrennt werden kann, da das dazwischen liegende Mesenchym des zukünftigen Ligamentum pectinatum iridis lockerer angelegt ist als das umliegende Gewebe. Die auffallendste Aenderung seit dem Vortag ist jedoch die vollzogene Trennung des innern, unpigmentierten vom äussern, pigmentierten Augenblatt. Die Trennungslinie verläuft aber nicht, wie man erwarten würde, am Pupillenrand, sondern zurückversetzt über dem Innenblatt. Da der Trennungsvorgang nicht beobachtet werden kann, müssen wir uns die Sache folgendermassen vorstellen, so wie es auch von Leplat geschildert wurde:

Die Trennung vollzieht sich offenbar am Pupillenrand, sodass pigmentiertes von unpigmentiertem Epithel geschieden wird, denn das Augenblatt des 6.ET führt Pigmentkörner bis an den Pupillenrand. Anschliessend scheint dann das innere Blatt schneller zu wachsen als das äussere. Dadurch wird die Trennungslinie natürlich zurückversetzt, und die definitive Falte bildet sich erst jetzt. Wegen des noch eine Weile andauernden Wachstums schiebt sich das umgelegte über das äussere Blatt und dringt ein Stück weit ins Stroma ein. Nasal wurde die Trennung noch nicht ausgeführt.

Im gefalteten Teil des Innenblattes beobachtet man unregelmässige Kernformen und Anordnungen. Die Unordnung geht so weit, dass nicht mehr von einem einschichtigen Epithel gesprochen werden kann. Es wird sich zeigen, dass dieser Blattteil für die weitere Entwicklung grosse Bedeutung erhält.

Ihm wollen wir deshalb besondere Aufmerksamkeit schenken. In der Folge tritt nun eine Verdünnung der Blätter mit entsprechender Verkürzung der Kerne ein.

Abb 13

Huhn Iris 7. ET



Die Trennung der Augenblätter wurde an der Pigmentgrenze, das heisst am Pupillenrand, vollzogen. Das nach oben umgelegte Blattstück ist also ein Bestandteil des Innenblattes.

Am 8. ET ist die Anordnung der Zellen im umgelegten Teil vollends durcheinander geraten. Zudem lässt sich dieses Blattstück histologisch nicht mehr sauber gegen das umgebende Stroma abgrenzen. Die Anlage hat sich aufgerichtet und ragt schräg nach oben ins Stromamesenchym. Mehrere kleine Hohlräume lokalisieren das ganze Gefüge auf.

Abb 14 Huhn Iris 8.ET



Die Grenzen des umgelegten Blattteils gegenüber dem Stroma werden undeutlich.

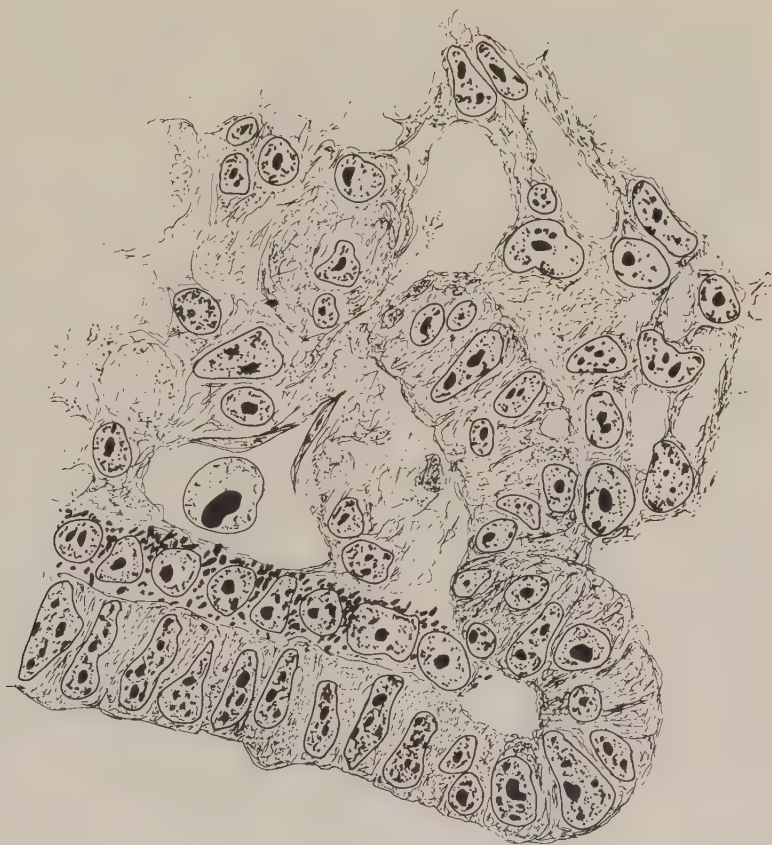
Die zwei Augenblätter nehmen am 9. ET relativ zur Irisdicke und auch absolut weiter an Breite ab. Zwangsläufig ist damit ein Formwechsel des Kerns verbunden. Dies gilt momentan besonders für das äussere Blatt, dessen Kerne fast rund geworden sind. Die Pigmentierung nimmt stetig zu, peripher stärker als pupillär; neu ist die aufkommende Pigmentierung der peripheren Partie des Innenblattes.

Das umgefaltete Blattstück hat sich noch steiler aufgerichtet und wieder komprimiert, indem die vorherigen Hohlräume verschwunden sind.

Im Irisstroma entdeckt man wie im Ck diese Lumen, worin sich feine Fasergerüste befinden; es sind die Anlagen der elastischen Bündel, welche die Iris zirkulär durchziehen.

In der Irismitte hat sich ein leeres Lumen gebildet, das auch nasal zu finden ist und die Vorstufe eines grossen Ringgefässes darstellt.

Abb 15 **Huhn Iris 9.ET**



Das ins Stroma ragende Blattstück
hat sich steil aufgerichtet.

Das interessanteste Stadium der Muskelentwicklung bietet nun der 10. ET. Von der Umfaltungstelle weg zieht eine Kette dunkel gefärbter Kerne gegen die Peripherie. Sie verläuft zuerst ein Stück parallel zum Innenblatt, steigt dann schräg empor und setzt sich aufgelockert fort. Die Grenzen zum Stroma sind aufgelöst. Die betroffenen Kerne haben teils dunkle Strukturen, teils sind sie vollkommen schwarz. Eigenartigerweise sind sie aber mit keinem Mitosestadium zu vergleichen. Die Mitosen des Stromas sind klar von den dunklen Kernen zu unterscheiden und leicht als solche zu identifizieren. Das Stroma selbst ist sehr locker mit vielen etwa kerngrossen Hohlräumen durchsetzt.

Ueber die Irisvorderfläche hat sich ein dünnes, einschichtiges Endothel gelegt, das peripher nahtlos ins Corneaendothel übergeht.

Aufschlussreich sind oft auch Tangentialschnitte durch die Iris, das heisst Schnitte, die an der Pupillenöffnung vorbeiführen. Der Vorteil dieser Schnittführung liegt darin, dass zirkulär angeordnete Fasern längs getroffen werden.

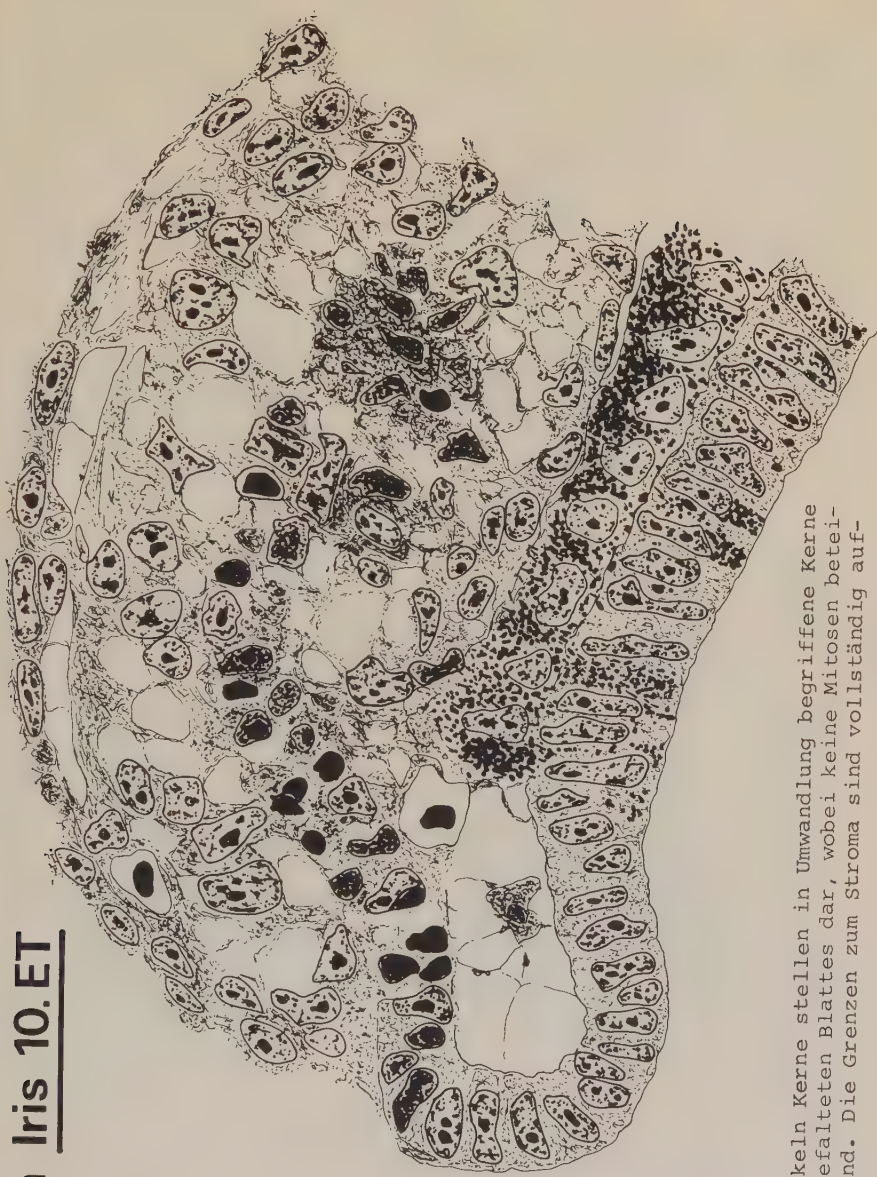
Beim Betrachten der oben geschilderten Situation im Tangentialschnitt stellt man fest, dass diese dunklen Kerne dort im Längsschnitt dargestellt sind und sich offenbar durch Einschnürung in der Mitte, also amitotisch teilen. In der erwähnten Zellkette findet man tatsächlich keine Mitosen. Die Zellen zeigen an den beiden Polen schon ganz deutlich feine Fäserchen als Anlagen der Myofibrillen.

Aus der gesamten Darstellung geht hervor, dass in der Zellkette zwei Vorgänge mehr oder weniger gleichzeitig ablaufen:

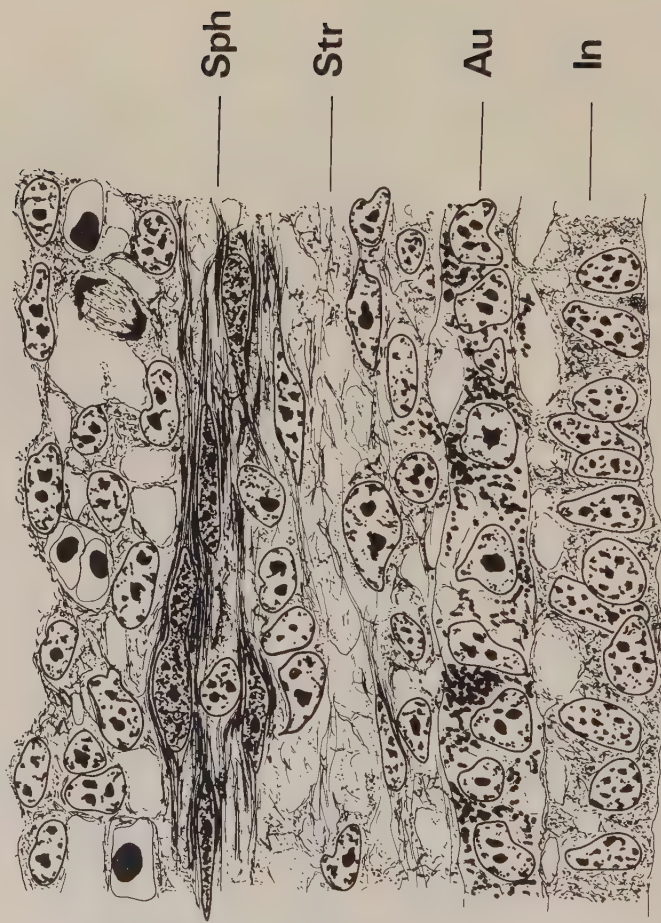
Einerseits findet eine Umwandlung von Epithelzellen des umgelegten Innenblattes in Myoblasten statt; dies erklärt wahrscheinlich die dunkle Kernfärbung. Andererseits ist ein Teilungswachstum im Gange, indem sich die umgewandelten Kerne sofort amitotisch teilen, wobei die gebildeten Tochterzellen in peripherer Richtung vordringen.

Die Muskelzellen der Iris gehen also nicht, wie sonst üblich, aus Mesenchym hervor, sondern sind ektodermaler Herkunft. Mitosen sind zahlreich über- und unterhalb der Umwandlungszone im Stroma.

Abb 16 Huhn Iris 10. ET



Die dunkeln Kerne stellen in Umwandlung begriffene Kerne des ungefalteten Blattes dar, wobei keine Mitosen beteiligt sind. Die Grenzen zum Stroma sind vollständig aufgelöst.



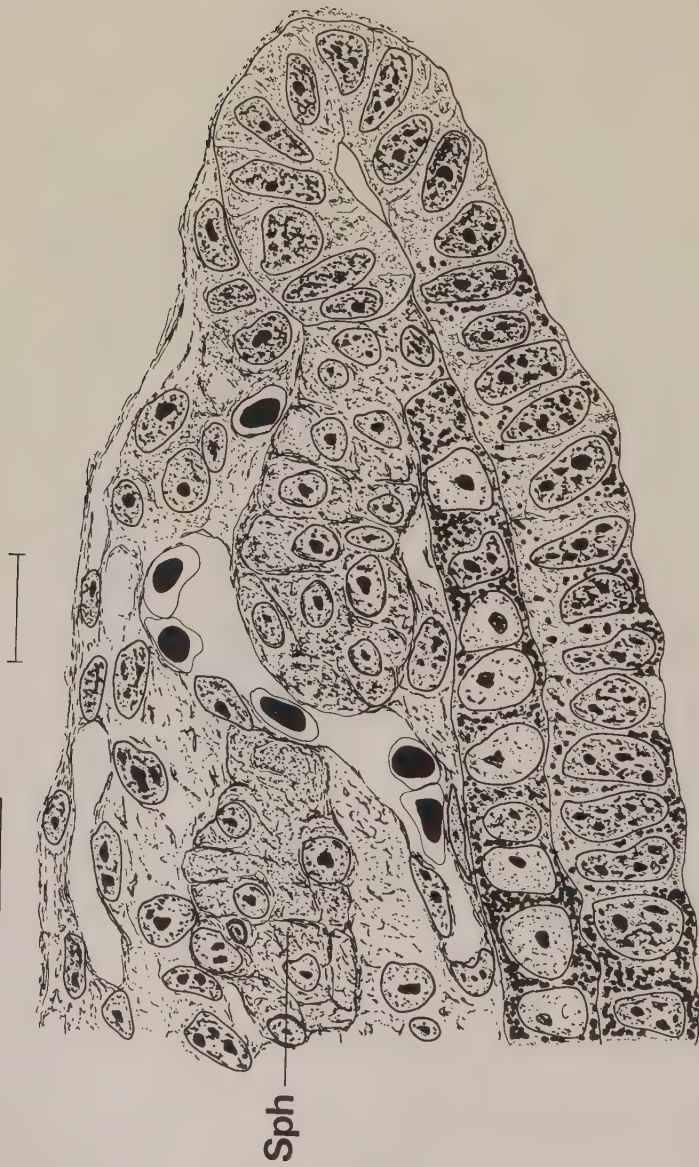
Die in Umwandlung stehenden Kerne sind im Längsschnitt getroffen. Anlagen der Myofibrillen liegen bereits vor.

Am 11. ET hat das Irisvolumen nicht mehr wesentlich zugenommen. Umso lebendiger ist das Geschehen innerhalb des Gewebes. Die Dichte nimmt wegen der vielen Zellteilungen und des raschen Auswachsens von Fasern ständig zu. Im pupillären Teil hat sich die Lage gegenüber dem Vortage vollkommen geändert; ein kurzes Stück Innenblatt bleibt eng rückwärts nach oben gefaltet. Unmittelbar daran anschliessend setzt sich ein Bündel dicht zusammengeschlossener, zirkulärer Zellen ins Stroma fort. Bis fast in die Irismitte entstehen solche räumlich voneinander getrennte Zellportionen: Es sind die Myoblastenbündel der zukünftigen Irismuskulatur. Auch in diesen Bündeln finden sich keine Mitosen; die Myoblasten teilen sich offenbar ausschliesslich amitotisch.

Zum ersten Mal treten im Aussenblatt Pigmentknospen auf, die den gleichen Bau zeigen wie die Knospen des Ciliarkörpers.

Abb 18

Huhn Iris II. ET

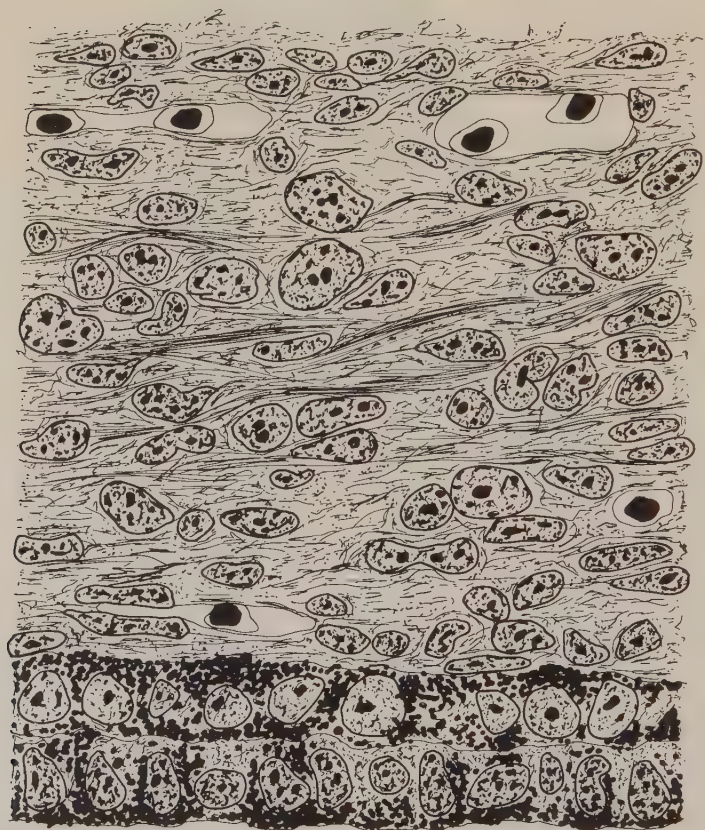


Die ersten Myoblastenbündel sind im Begriffe, gegen die Peripherie vorzudringen.

Am 12. ET ist die Verdünnung der Augenblätter so weit fortgeschritten, dass sie beide gleich dick sind und nur noch je 10μ aufweisen. Die Kerne des Innenblattes nähern sich dabei langsam der Kugelform.

Die Myoblastenpakete stossen weiter peripher vor, indem sie das Stroma nach innen und nach aussen verdrängen. In derselben Richtung wird auch das zentral entstandene, grosse Ringgefäss geschoben.

Abb 19 Huhn Iris I2.ET tang.



Myofibrillenanlagen im Längsschnitt.

Die Myoblastenpakete sind am 13. ET bis fast in die Peripherie gedrungen, wobei das Stroma ab jetzt auf zwei dünne Schichten beschränkt bleibt. An diesem Tag treten Querstreifungen an den Myofibrillen auf und zwar zuerst peripher; dort scheinen die ältesten Stadien der Myoblasten zu sein, da sich die Teilungsstätte eben in der Pupillenzonen befindet und die Zellen auf dem Weg zur Peripherie laufend Fortschritte machen.

In der Muskelentwicklung ist am 14. ET eine erste Etappe abgeschlossen, indem die Myoblasten nun die Fasern des Ligamentum pectinatum berühren.

Die Irisgefäße sind wie folgt angeordnet:

Peripher verläuft eine grosse Ringarterie, die zahlreiche kleine Gefäße nach innen, also radiär, abgibt.

Das Stadium des 15. ET enthält die ersten radiären Muskelfasern des Dilatators, die sich peripher entlang dem Aussenblatt lokalisieren lassen. Es gibt keine Anhaltspunkte für das Entstehen dieser Fasern aus einer speziellen Anlage. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Dilatatorfasern einfach durch eine Drehung von ursprünglich zirkulären Fasern um 90° zustande kämen. Da sich peripher die ältesten Muskelfasern aufhalten, sind die radiären in diesem Bereich bereits quergestreift. Selbstverständlich brauchen nicht alle Dilatatorfasern streng radiär zu verlaufen, um als solche bezeichnet zu werden, denn es existieren jeweils auch schräge Fasern, die ebenso dilatierend wirken.

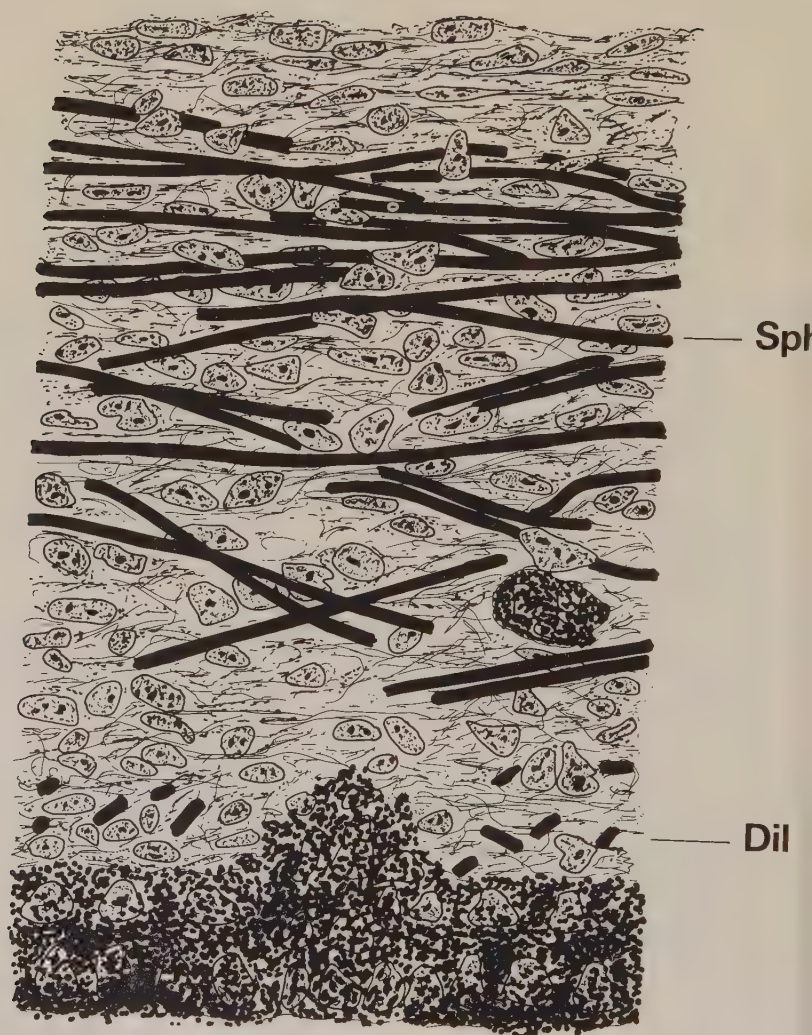
Dass Dilatatorfasern eine beträchtliche Länge erreichen können, führt uns ein Schnitt des 16. ET vor Augen. Eine Faser kann dort von der Peripherie bis in die Irismitte verfolgt werden. Sie liegt eingebettet im Stroma entlang des Aussenblattes. Die Blätter halten sich auf etwa 10μ Dicke stationär.

Die Serie des 17. ET enthält einen Schnitt, in dem eine radiäre Faser existiert, die peripher ganz aussen dem Endothel entlang zieht, womit gezeigt wird, dass Dilatatorfasern nicht nur immer in der inneren Stromaschicht liegen müssen.

Am 18. ET haben sich inzwischen radiäre Fasern bis ins pupilläre Drittel vorgeschoben.

Da der 19. und der 20. ET nichts mehr wesentlich Neues zu bieten haben, kann die Iris-Entwicklung als abgeschlossen betrachtet werden.

Abb 20 Huhn Iris 19.ET tang.



Die schwarzen Balken stellen ausdifferenzierte Sphincterfasern (oben) und Dilatorfasern (unten) dar. Ausserdem erkennen wir eine Pigmentknospe und einen ins Stroma emigrierten Pigmenthaufen.

Abb 21 Pigmentknospe Iris 20.ET



Man erkennt in der Knospe den turmartigen Aufbau der Aussenblattzellen.

Iris Sphincter-Entwicklung

Die schematischen Skizzen zeigen die wichtigsten Phasen der Sphincter-Entwicklung.

6. ET

Das Stadium des 6. ET zeigt die nahtlos ineinander übergehenden Augenblätter. Am 7. ET ist die Trennung vollzogen. Trennungslinie ist zugleich Pigmentgrenze. Am 9. ET ist das umgelegte Innenblatt steil aufgerichtet. Der 10. ET hält den Zeitpunkt der eigenartigen Zellumwandlung von Epithelzellen des gefalteten Innenblattes zu Myoblasten fest. Am 11. ET hat sich die Situation beruhigt und erste Sphincterbündel liegen vor.

7. ET

9. ET

10. ET

11. ET

Im vergleichend anatomischen Abschnitt wird der vordere Augenbereich der untersuchten Vögel (siehe Liste) beschrieben. Die Resultate dieses Vergleichs, die zeigen, dass die Augenstruktur vor allem vom Akkommodationsbedürfnis her geprägt wird, liessen es angebracht erscheinen, dieses Kapitel primär nach Augentypen zu gliedern: Normaltyp, Tauchertyp und Nachtvogeltyp. Innerhalb dieser drei Gruppen folgen sich die Vertreter nach systematischen Gesichtspunkten. Das Kiwiauge muss als Sonderfall aufgefasst werden.

Das Auge des Huhnes, um das sich die Normaltypen ordnen lassen, erfährt dabei, da auch seine Ontogenese näher untersucht wurde, eine etwas ausführlichere Beschreibung. Im übrigen beschränke ich mich auf die Erwähnung von Besonderheiten; so wurden speziell die Muskeln, aber auch die brechenden Medien, Linse und Cornea, berücksichtigt.

a) Artenbeschreibung

Huhn adult

Pars ciliaris retinae

Die Pigmentierung hat ihren maximalen Grad erreicht, sodass keine Zellgrenzen oder Kerne mehr sichtbar sind. Nur das äussere Blatt enthält Pigment, während das innere vollständig leer bleibt.

Grundplatte

Die Grundplatte ist sehr dünn und besteht aus langen, feinen, bindegewebigen Fasern. Wenn das Gewebe nicht gespannt ist, präsentiert sich ein lockeres, netzartiges Bild; ist es gespannt, was beim Akkommodationsvorgang eintritt, liegen die Fasern lückenlos eng beieinander. Die scherengitterartige Anordnung der Grundplattenfasern lässt auf beschränkte elastische Eigenschaften schliessen. Zwischen der Platte und dem Aussenblatt erstrecken sich viele kleine Gefässe.

Zonulafasern

Die sehr feinen Fasern inserieren auf der ganzen Länge der Pars ciliaris bis zur Ora terminalis und ziehen seitlich-hinten an die Linse.

Der Schlemmsche Kanal oder Sinus venosus

Der Ausdruck "Kanal" ist nicht ganz zutreffend. Die Einrichtung besteht aus mehreren, sich verästelnden Kanälen, die temporal mitten durch die Fasern der Cramptonsehne ziehen.

Nasal bietet sich ein anderes Bild. Hier kann kaum von einer Cramptonsehne gesprochen werden, denn die Fasern des Crampton setzen unmittelbar an der Corneainnenlamelle an. Die Lumen sind auf grösserem Raum verteilt; ein paar wenige sind nach aussen direkt an die Ansatzstelle des Crampton weggerückt, die andern sind in die Cramptonfaszie verlagert worden, die nasal verdickt ist. Die Wandung der Kanäle besteht nur aus einem einfachen Endothel.

Ligamentum pectinatum iridis

Dass dieser Teil in irgend einer Beziehung zur Iris steht, sagt bereits der Name. Tatsächlich verbindet das Ligamentum auf elastische Weise den Cornea-Skleralteil mit der Irisperipherie einerseits und den Ciliarfortsätzen anderseits. Ausser sind die recht dicken Fasern am vordersten Stück der Cramptonfaszie verankert. Die vordere Hälfte der Fasern zieht an die Irisperipherie, die hintere an die Basis der Ciliarfortsätze.

Cramptonfaszie

Mit diesem Ausdruck bezeichne ich die faserige, bindegewebige Wand zwischen dem Cramptonmuskel und der Grundplatte. Sie nimmt ihren Anfang vorn im Kammerwinkel, vorerst eng an die unmittelbar aussen anliegende Cramptonsehne geschmiegt, verbreitert sich in dieser Zone und führt dann frei, sich wieder verschmälernd, nach hinten bis ungefähr in die Mitte des Ck.

Sie dient längs ihrer Aussenseite als bewegliche Ansatzstelle für alle jene Cramptonfasern, die nicht direkt in die Cramptonsehne münden. Durch ihr intensives Verwachsensein mit der Sehne, die nahtlos in die Corneainnenlamelle übergeht, stellt die Faszie funktionell eine rückwärtige Verlängerung dieser Lamelle dar. Dieser Zusammenhang Cornea-Faszie lässt auf eine wichtige Rolle der Faszie bei der Akkommodation schliessen. Meiner Ansicht nach ist diesem Element bisher zuwenig Beachtung geschenkt worden. Obwohl diese Cramptonfaszie nicht ganz dem entspricht, was unter einer Muskelhülle verstanden wird, soll an der Bezeichnung Faszie der Einfachheit halber festgehalten werden.

An der Innenseite der vordersten Partie der Faszie zweigen rechtwinklig die Fasern des schon erwähnten Ligamentums nach innen ab. Diese Zone ist besonders solid gestaltet und zeigt derbe, dicht zusammengelagerte Bindegewebefasern.

Bedingt durch die Asymmetrie des Vogelauges ist die Faszie nasal kürzer, aber auch dicker.

Zum Bild der Cramptonfaszie gehören auch die in ihr eingebauten elastischen Bündel. Sie sind die einzigen Elemente des Ck, die äquatorial verlaufen. Die Bündel sind, und deshalb nenne ich sie so, nicht in sich geschlossen, sondern rundum, sich überlappend, angelegt; die Bezeichnung "Band" wäre demnach fehl am Platze. Sie zeigen im Querschnitt den typischen Bau, wie er elastischem Gewebe eigen ist.

Ciliarmuskulatur

Wir können drei Ciliarmuskeln (Cm) unterscheiden:

Der vorderste und zugleich kräftigste ist der Cramptonsche Muskel. Er erstreckt sich über fast die halbe Länge des Ck. Seine beweglichen Insertionen befinden sich einerseits ganz vorn am Uebergang zur Sehne als Verbindungsstück zwischen Muskel und Cornea, anderseits, und dies gilt für die Mehrzahl der Fasern, längs der Aussenseite der bereits genannten Faszie. Nasal setzen die Muskelfasern vorn direkt an der Corneainnenlamelle an. Sämtliche Fasern führen schräg nach hinten-aussen an den innenseitigen, bindegewebigen Faserüberzug des Skleralknochens, der den fixen Befestigungsort darstellt.

Der Brückesche Muskel ist der hinterste und magerste Muskel. Sein beweglicher Ansatz befindet sich an der Grundplatte, ungefähr auf der Höhe des Knorpelrandes.

Teilweise gehen die Muskelfasern aber auch direkt in Fäserchen des elastischen Ringbandes über. Von dort ziehen sie wie die Cramptonfasern schräg nach vorn-aussen an den Faserüberzug des Skleralrings, der die feste Verankerung darstellt.

Der dritte ist der von Müller beschriebene Cm, der umstritten ist und von einigen Autoren nicht als besonderer Muskel, sondern nur als eine vordere Portion des Brückeschen Cm betrachtet wird, wie es der Ansicht von Brücke selber entsprach. Die Müllerfasern führen vom hintern Ende der Cramptonfaszie nach hinten an die Grundplatte, sodass auf diese Weise beide Ansätze beweglich wären. Es lässt sich nicht leicht beantworten, ob die hintersten Müllerfasern zwischen der Grundplatte und der Sklera bestehen. Temporal scheint es so zu sein, nasal aber sicher nicht. Die Muskelfasern selber berühren die Grundplatte nicht, sondern münden trichterartig in ein dazwischen geschobenes Stück Bindegewebe.

Der Muskel ist also insofern ungewöhnlich, als er, abgesehen von einigen temporalen Fasern, keine fixen Insertionen aufweist. Die Faszie macht während der Cramptonkontraktion eine Rückwärtsbewegung mit, und die Grundplatte ist ohnehin beweglich.

Elastisches Ringband

Das elastische Ringband erscheint als hinterstes Element des Ck und besteht aus elastischen Fasern. Sie verlaufen von der Grundplatte aus nach hinten an die Innenseite der keulenartig verdickten Knorpelschale, an der sie fest im Perichondrium verankert sind. Der Grundplattenansatz liegt knapp hinter demjenigen des Brückeschen Muskels. Im Bereich des elastischen Ringbandes verdünnt sich die Grundplatte und endet, um der Chorioidea Platz zu machen.

Im Längsschnitt erkennt man, dass das Band aus feinen, manchmal ineinander verflochtenen, dicht gelagerten Fäserchen aufgebaut ist. Besonderes Merkmal sind die sehr langen und dünnen Kerne.

Iris

Die beiden Blätter der Pars iridiaca retinae sind sehr ausgiebig pigmentiert; die Irisvorderfläche aber bleibt restlos pigmentfrei. Diese wird von einem dünnen, einschichtigen Endothel überzogen, an dessen Innenseite eine ganze Reihe von kleinen, zirkulären Venen angelehnt sind. Zahlreiche weitere Gefässe findet man verteilt im Stroma und in der Muskulatur. Arterien sind selten, und wenn sie vorhanden sind, dann immer peripher. Auffallend sind der beim Huhn ungewöhnlich reiche Stromagehalt und die im pupillären Bereich scharfe Trennung zwischen dem bindegewebigen Stroma und der Muskulatur; die Vogeleris ist sonst bekannt für ihre Stromaarmut. Die innere Irishälfte wird von kreuzweise angelegten Binde-

Abb 23

Huhn



Abb 24

Huhn ad

Faser des
Lig. pect. iridis



gewebefasern eingenommen, während der Sphincter sich auf die äussere Hälfte beschränkt. Nur am Pupillenrand und an der Peripherie überwiegen die Sphincterfasern. Trotz des grossen Stromaanteils erscheint die Iris aber sehr muskulös; die zahlreichen Sphincterbündel liegen dicht gepackt.

Der Dilatator ist sehr ausgeprägt; seine Fasern finden sich der Pars iridiaca entlang, ausgehend von der Peripherie bis in die Pupillenzzone. Peripher heben sich sogar einige von den Blättern ab und durchkreuzen Stroma und Sphincterbündel.

Auch hier in der Iris wie im Ck trifft man, vor allem peripher, verschieden grosse, zirkuläre elastische Bündel an.

Truthuhn (Meleagris gallopavo)

In den wesentlichen Zügen zeigt sich das gleiche Bild wie beim Haushuhn. Auf einige Unterschiede, welche die Feinstruktur betreffen und die funktionell wohl bedeutungslos sind, soll doch hingewiesen werden. So ist die stärkere Pigmentierung auffallend, wobei man Pigment in Gewebepartien antrifft, die sonst nur selten damit versehen sind: Sklero-Cornealbereich, Grundplatte, Ciliarfalten und Ciliarfortsätze und Cramptonfaszie. Sogar zwischen den Ciliarmuskelfasern und an deren Skleraansätzen stellt man geringe Pigmentierung fest.

Die Linse ist für die beträchtliche Augengrösse relativ klein und besitzt einen recht breiten Ringwulst. Die Cornea hat einen grossen Durchmesser und ist dünn.

Die gesamte Muskulatur ist gut entwickelt. Die Iris unterscheidet sich insofern von der Gallusiris, als bei Meleagris der Sphincter über den ganzen Querschnitt verteilt und das Stroma wie im Normalfall auf ein Minimum reduziert ist. Radiäre Dilatatorfasern erstrecken sich bis gegen den Pupillrand.

Abb 25

Truthuhn



Goldfasan (*Chrysolophus pictus*)

Das Auge stimmt in Bau und Grösse weitgehend mit dem Gallus-
auge überein. Die Linse ist relativ gross mit etwa gleichem
Ringwulst wie bei Gallus und Meleagris. Die Cornea hingegen
ist verhältnismässig dicker.

Die Zeichnung stellt die nasale Ciliarpartie dar; der Unter-
schied zur temporalen kommt deutlich zum Ausdruck. Die Ver-
kürzung der nasalen Partie führt zu einer ausgeprägten naso-
temporalen Asymmetrie. Die Lumen des Schlemmschen Kanals lie-
gen zurückversetzt in der verbreiterten Cramptonfaszie. Be-
sonders auffallend ist das ausgedehnte, sich bis in die Fas-
zie erstreckende, gut erhaltene Ligamentum pectinatum iridis.

Die Ciliarmuskulatur ist sehr ausgeprägt und die Iris sogar
erstaunlich muskulös. Das elastische Ringband zeichnet sich
durch grossen Faserreichtum aus; gleichzeitig findet man ei-
ne vorne stark verdickte Knorpelschale vor.

Die Iris weist ebenfalls eine Asymmetrie auf, indem nasal de-
ren peripherer Abschnitt verdickt erscheint. Da die Quer-
schnittsfläche nasal und temporal dieselbe ist, muss angenom-
men werden, dass mit dem geführten Schnitt ein momentaner
asymmetrischer Spannungszustand erfasst wurde. Der Dilator
ist mit zahlreichen, radiären Fasern vertreten.

Flache Zellknoten mit Kernen, die sich offenbar in amitoti-
scher Teilung befinden und ausserhalb des Endothels liegen,
sind wohl als Altersveränderungen zu deuten.

Die Pigmentierung der Iris ist noch kräftiger als bei den an-
dern beiden Hühnervögeln. Prall gefüllte Pigmentzellen vertei-
len sich überall im Irisgewebe, speziell auch an deren Vorder-
fläche.

Abb 26

Goldfasan

nas



Schopfhuhn (Opisthocomus hoazin)

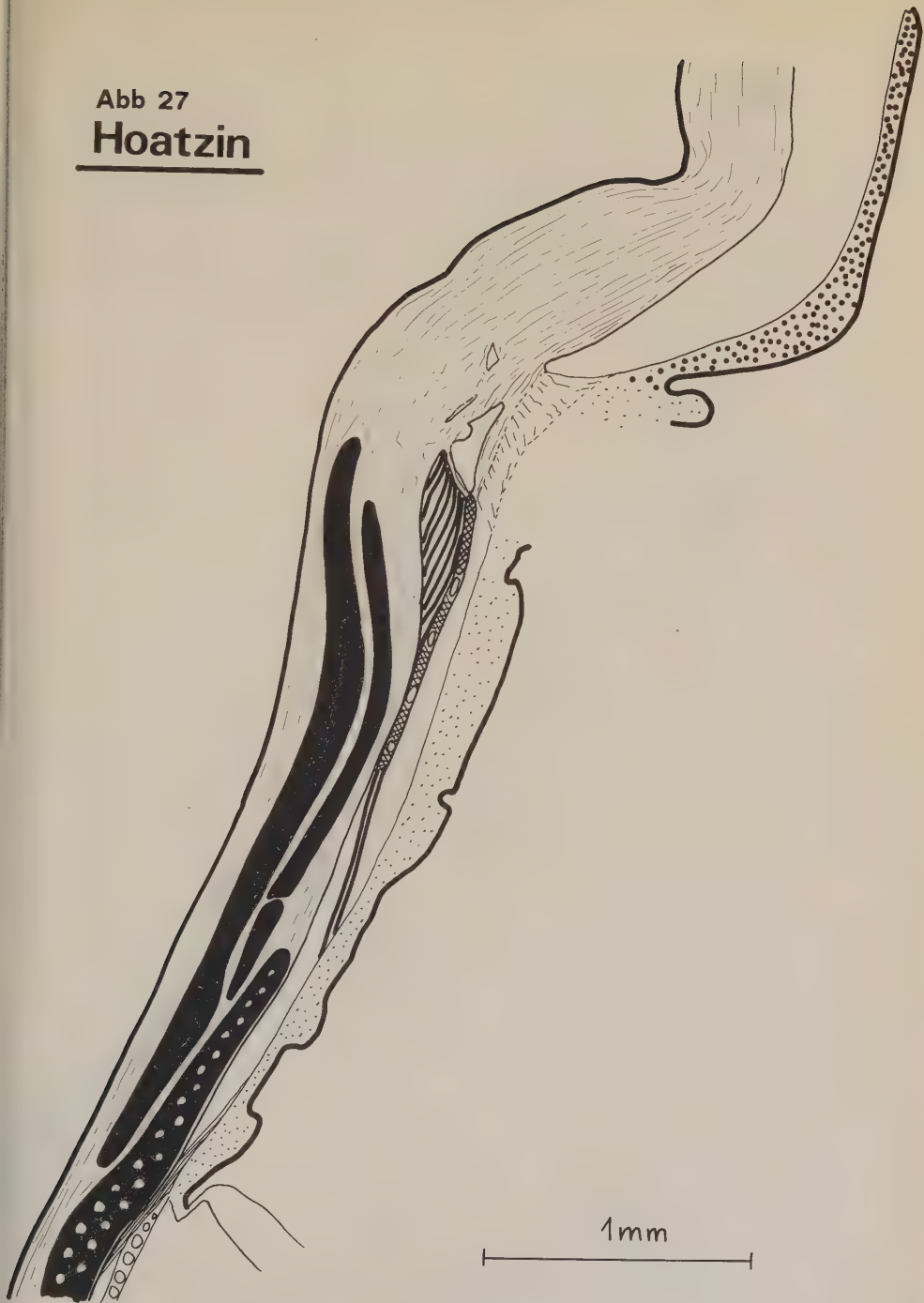
Der Vogel wird seiner ungewöhnlichen Erscheinung wegen als einzige Art in eine Familie (Opisthocomidae) gestellt. Als Besonderheit verfügen die Jungen dieses im nördlichen Südamerika vorkommenden, hühnerähnlichen Vogels am ersten und zweiten Finger der Hand über eine Krallen, mit deren Hilfe sie auf Bäumen herumklettern können, und die später rückgebildet wird.

Das Sehorgan hat etwa dieselbe Grösse wie ein Hühnerauge. Es sind die Cornea dick, die Linse klein und der Ringwulst schmal. Der am Rande stumpf auslaufende Skleraknorpel wird durch den Skleralring überdurchschnittlich weit überlappt.

In der Art der Ciliarmuskelanordnung entspricht der Hoatzin nicht ganz dem Normaltyp: Wir realisieren vorne in einer kurzen Zone einen normalen Cramptonmuskel. Die Zone zwischen Cornea und Crampton ist so gestaucht worden, dass die vordere Insertion des Muskels nicht klar beurteilt werden kann. Eigenartigerweise scheint die Cramptonfaszie nicht aus kollagenen Bindegewebefasern zu bestehen, wie es üblich ist, sondern aus elastischen, durchkreuzt von mehreren Querbündeln. Die solchermassen modifizierte Faszie nähert sich hinter der Cramptonzone dem Faserüberzug des Skleralrings und scheint dort festgewachsen. Vom Endstück dieses Bandes und auch vom Faserüberzug gehen einige Muskelfasern nach hinten an die Grundplatte ab. Die Benennung dieses Muskels fällt nicht leicht, denn die geschilderte Darstellung ordnet sich in kein uns bekanntes Schema. Nach deren Faserverlauf und Funktionsweise handelt es sich um einen Brückeschen Muskel. Ein elastisches Ringband ist gut sichtbar. Die Iris macht einen recht kräftigen Eindruck.

Abb 27

Hoatzin



Blässhuhn (*Fulica atra*)

Das Auge des Blässhuhns zeigt nur wenig naso-temporale Asymmetrie. Die Muskulatur ist wie immer bei Wasservögeln sehr ausgeprägt; der Crampton erweist sich als der stärkste Muskel. Diese Art demonstriert wiederum deutlich, dass temporal die hintersten Müllerfasern an die Sklera und nicht an die Cramptonfaszie führen. Oft ist es schwierig, Fasern des Müllers und des Brücke voneinander zu trennen; immer sind aber jene des Müllers sichtlich länger.

Abb 28

Blässhuhn juv



Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*)

Alpenstrandläufer (*Calidris alpina*)

Die verblüffende Aehnlichkeit der beiden Limicolenaugen ist bemerkenswert, ja man könnte fast von einer Kongruenz sprechen, indem das Alpenstrandläuferauge einfach kleiner ist als dasjenige der Waldschnepfe. Besonderes Merkmal dieser Augen sind die überdurchschnittlich grossen Linsen mit den, speziell beim Alpenstrandläufer, breiten Ringwülsten. Die Corneae sind sehr dünn und stark gewölbt. Ein weiteres Merkmal ist der feine, dem Mauerseglerauge ähnelnde Bau. Die Asymmetrie ist sehr gering, und die Ciliarzonen sind sehr kurz. Bei beiden Vögeln ist der Crampton am stärksten ausgebildet, doch macht die Waldschnepfen-Ciliarmuskulatur einen eher spärlichen Eindruck.

Der Irisquerschnitt zeigt sich sehr langgestreckt und so dünn, dass sich Pigment der Augenblätter und des Endothels vermischen. Die Gefässe liegen ausserhalb des Endothels zirkulär angeordnet.

Abb 29

Alpenstrandläufer nas



Lachmöve (Larus ridibundus)

Das Lachmövenauge ist eher leicht gebaut. Es ist aber im Besitze einer auffallend kraftvollen hintern Ciliarmuskulatur, Brücke und Müller, die den entsprechenden Muskeln der beiden untersuchten Enten nicht nachstehen.

Dazu gesellt sich eine sehr muskulöse Iris, die ganz von Sphinkterfasern beansprucht wird und keine Stromaschichten zeigt.

Flusssseeschwalbe (Sterna hirundo)

Die Uebersichtlichkeit in der Ciliarzone hat durch das Einknicken des Skleralrings Einbussen erlitten. Es kommt jedoch zum Ausdruck, dass der Crampton die beiden andern Cm überwiegt.

Die Iris ist, wie bei den andern Wasservögeln üblich, kräftig und mit zahlreichen radiären Dilatatorfasern bestückt.

Abb 30

Lachmöve nas



Schwan (Cygnus olor)

Das Schwanauge hat eine ziemlich dicke Cornea und eine grosse Linse mit nur schmalem Ringwulst. Für die Augengrösse erstaunt die relativ kurze Ciliarzone. Das Auge zeigt einen recht schweren Bau, was vor allem in den dicken Skleralformationen zum Ausdruck kommt.

Die gesamte Muskulatur ist gut entwickelt. Die Iris ist in eine periphere und eine pupilläre Zone gegliedert. Die periphere enthält einige radiäre Dilatatorfasern.

Abb 31

Schwan



Schnatterente (*Anas strepera*)

Kolbenente (*Netta rufina*)

Der unmittelbare Vergleich dieser Entenagen ist von Interesse, da es sich bei der Schnatterente um eine Schwimm- und bei der Kolbenente um eine Tauchente handelt. Es drängt sich hier die Frage nach einer allfälligen Tauchadaptation des Kolbenentenauges auf.

Ischreyt(1914) hat diesen Vergleich geführt und dabei festgestellt, dass der Crampton bei den Tauchenten reduziert sei und nasal sogar fehlen könne. Franz spricht gleichfalls von einer Cramptonreduktion. Eine derartige Rückbildung würde eine Annäherung an den Taucherzustand bedeuten (Pinguin usw.), was angesichts der überlegenen Tauchfähigkeit der Tauch- gegenüber den Schwimmten durchaus verständlich wäre.

Wer aber zwischen den beiden vorliegenden Enten wesentliche Differenzen erwartet, wird eines andern belehrt, denn der Crampton von *Netta* ist, obwohl geringfügig schwächer, in keiner Weise reduziert. Beide Vögel verfügen über gut entwickelte Müller und Brücke, doch der Crampton dominiert.

Bei beiden zeigt die Iris einen muskulösen Bau.

Gesamthaft betrachtet sind allfällige Unterschiede so minim, dass sich nicht auf Anhieb sagen lässt, welcher Vogel nun die Tauchente sei. Gestützt auf diese zwei Exemplare kann also Ischreyts Aussage nicht bestätigt werden.

Abb 32

Schnatterente

juv nas

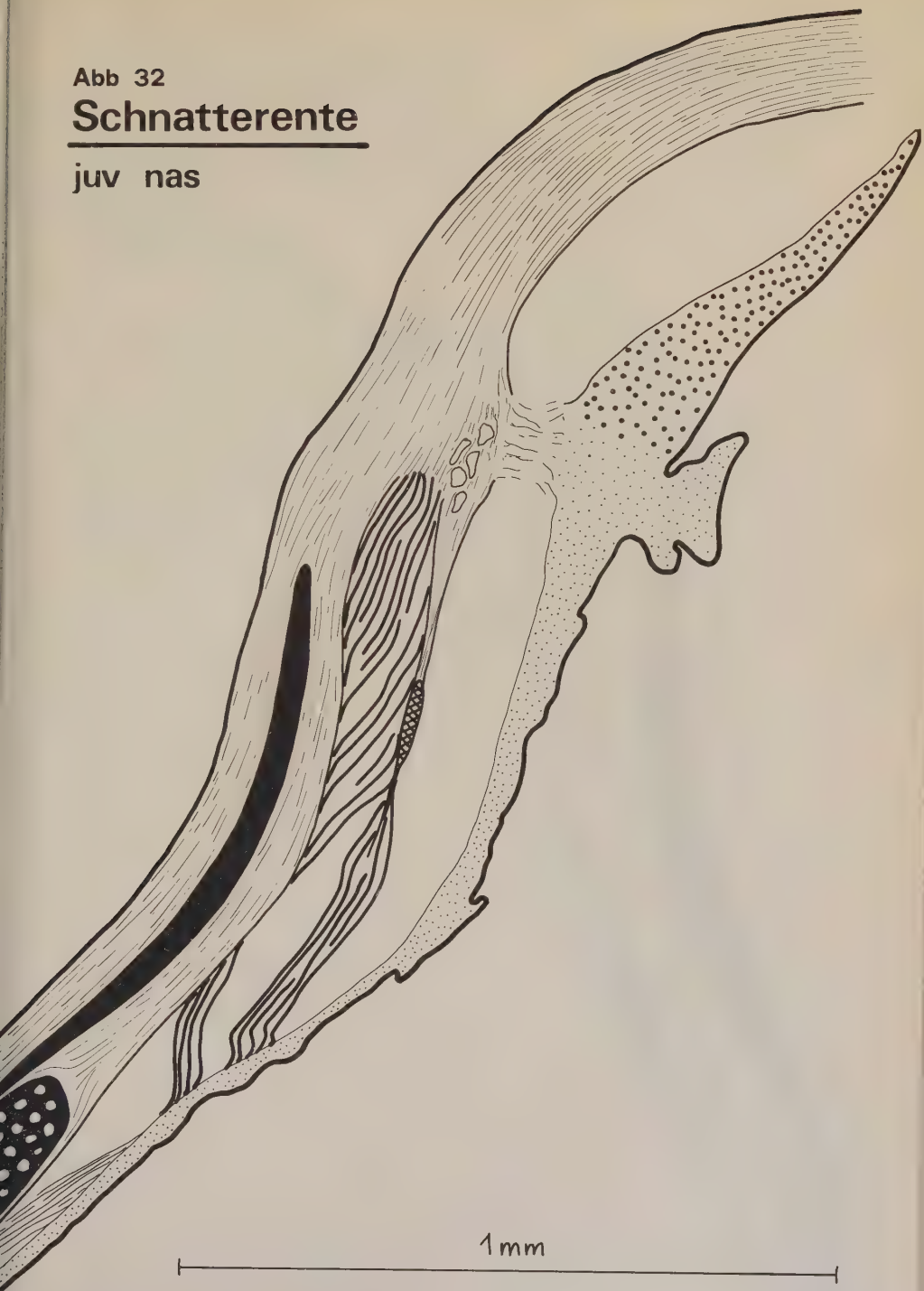


Abb 33

Kolbenente

juv nas



Zwerggrohrdommel (Ixobrychus minutus)

Die schlechten Schnitte gestatten nur knappe Aussagen. Die Ciliarmuskeln sind normal ausgebildet. Die Iris jedoch macht einen recht kräftigen Eindruck und hat einen peripher-pupillär unterteilten Sphincter. Radiäre Dilatorfasern gibt es nur wenige, schräge sind jedoch in grösserer Zahl vorhanden.

Nachtreiber (Nycticorax nycticorax)

Das Auge des Nachtreibers ist von besonderem Interesse, da dieser Vogel in der Dämmerung auf Nahrungssuche geht. Die Vermutung, dass das Nachtreiberauge dem Dämmerungs- oder Nachtsehen angepasst ist, bestätigte sich nicht; weder in der äusseren Form, noch im inneren Bau gibt es Ähnlichkeiten mit einem Nachtauge. Sämtliche Muskeln sind gut entwickelt, so wie es dem Normalfall entspricht.

Abb 34

Nachtreiher nas



Mäusebussard (*Buteo buteo*)

Der Mäusebussard verfügt über enorm grosse, für Greifvögel charakteristische Kugelaugen. Die naso-temporale Asymmetrie ist gering.

Die nur noch von den Tubusaugen der Eulen übertroffene, gewaltige Linse mit breitem Ringwulst dürfte eine enorme Lichtstärke ermöglichen. Die Cornea hat einen entsprechend grossen Durchmesser, ist relativ dünn und stark gewölbt.

Die Ciliarmuskulatur wird eindeutig vom Crampton dominiert, und zwar in einen solchen Ausmass, wie es sonst nur noch von Eulen überboten wird. Längsmässig erstreckt sich dieser Muskel über den halben Ciliarkörper. Brücke und Müller sind sehr leicht zu überblicken; in dieser Beziehung stellt der Mäusebussard ein Musterbeispiel dar, das uns demonstriert, dass die beiden Portionen anatomisch zwei besondere Muskeln sind. Die Müllerschen Fasern drängen sich an den bekannten Ansatzstellen zu einem Büschel zusammen. An die Sklera abzweigende Fasern existieren weder temporal noch nasal. Zwischen der Müllerschen und der Brückeschen Grundplatteninsertion besteht ein beträchtlicher Abstand.

Die Irismuskulatur muss als recht schwach taxiert werden; parallel dazu soll das magere Ligamentum pectinatum erwähnt werden. Es macht den Anschein, als ob die Ausbildung dieser beiden Elemente in einem direkten Zusammenhang stünde.

Der Skleralring ist ausserordentlich wuchtig gestaltet und mit grossvolumigen Hohlräumen versehen, die offensichtlich der Gewichtsersparnis dienen.

Turmfalke (*Falco tinnunculus*)

Das Auge ist so jung, dass seine Endgrösse noch keineswegs erreicht ist. Histologisch ist es dagegen schon recht weit entwickelt, vor allem was die Muskulatur betrifft. Es bestätigt sich hier die bei der Hühnchenentwicklung gemachte Feststellung, dass der Entwicklungsgang in zwei Stufen abläuft; einem Differenzierungswachstum folgt anschliessend weitgehend nur noch das Grössenwachstum.

Das Auge weist leider einige Beschädigungen auf. Trotzdem geht aus den Präparaten eindeutig hervor, dass sämtliche Ciliarmuskeln mit besonderer Betonung des Crampton ausgebildet sind und somit eine Parallele zum Mäusebussard gezogen werden kann.

Abb 35

Mäusebussard



Taube (Columba livia)

Das Taubenaugen fällt durch seine stark gewölbte, dünne Cornea auf. Der Linsenringwulst ist recht breit. Das Auge zeichnet sich zudem durch eine ausgeprägte naso-temporale Asymmetrie aus.

Die Muskulatur muss im ganzen als schwach eingestuft werden. Da die Gewebe allgemein und die Cornea speziell sehr dünn sind, dürfte aber trotz schwacher Muskulatur die Akkommodation in ähnlicher Weise garantiert sein wie bei den andern Vögeln der Normalgruppe.

Temporal ist ein Müllerscher Cm überhaupt nicht deutlich nachzuweisen. Der Sphincter ist trotz des breiten Irisquerschnitts bescheiden, denn er wird von viel Stroma und zahlreichen Ringgefäßen aussendend begleitet.

Abb 36

Taube



Venezuela-Amazone (Amazona amazonica)

Die naso-temporale Asymmetrie ist bei diesem Auge gering. Die Linse hat für ihre Grösse einen relativ schmalen Ringwulst.

Der Müllersche Cm gibt seine hintersten Fasern temporal an die Sklera ab.

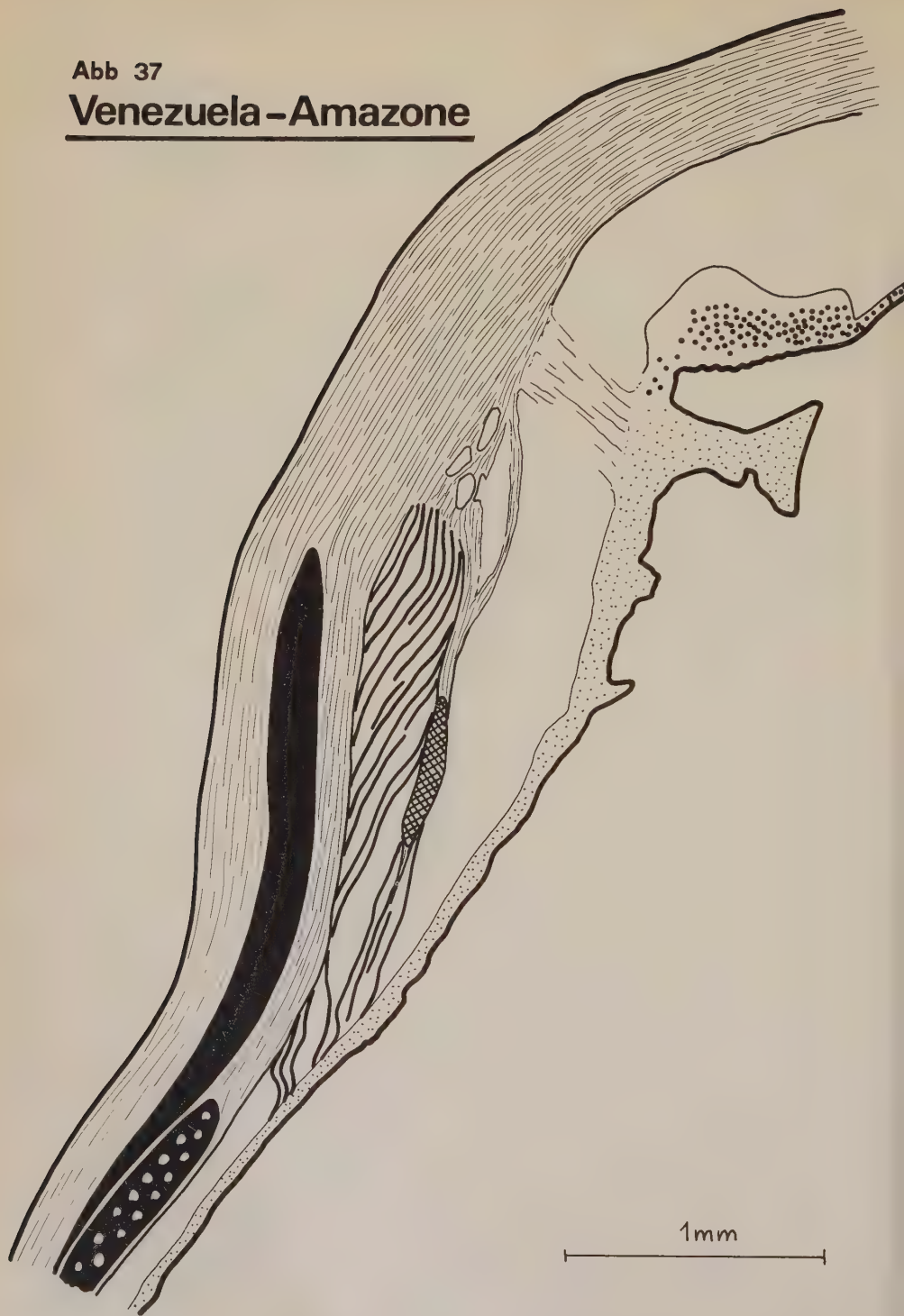
Die Iris bietet ein interessantes und sehr aufschlussreiches Bild. Man erkennt im Querschnitt noch besser als bei der Taube und dem Goldfasan einen peripheren und einen pupillären Teil, wobei sich der periphere offenbar noch in Kontraktion befindet und in hohem Masse stufenartig verdickt ist gegenüber dem pupillären. Das Stroma wurde in den peripheren Teil abgedrängt und befindet sich nun dort hinter und vor allem vor dem Sphincter. Die Iris ist sehr stark vaskularisiert. Die äussere Stromaschicht wird fast ausschliesslich von kleinen Gefässen eingenommen, die wegen der Kontraktion zu ganzen Haufen zusammengeballt wurden. Der Sphincter zeigt sich sauber vom Stroma getrennt.

Radiäre Dilatatorfasern sind selten, schräge hingegen sind in grösserer Anzahl vorhanden. Peripher verläuft ein grosskalibriges, zirkuläres, elastisches Bündel.

An der Irisvorderseite fehlt jegliches Pigment.,,

Abb 37

Venezuela - Amazone

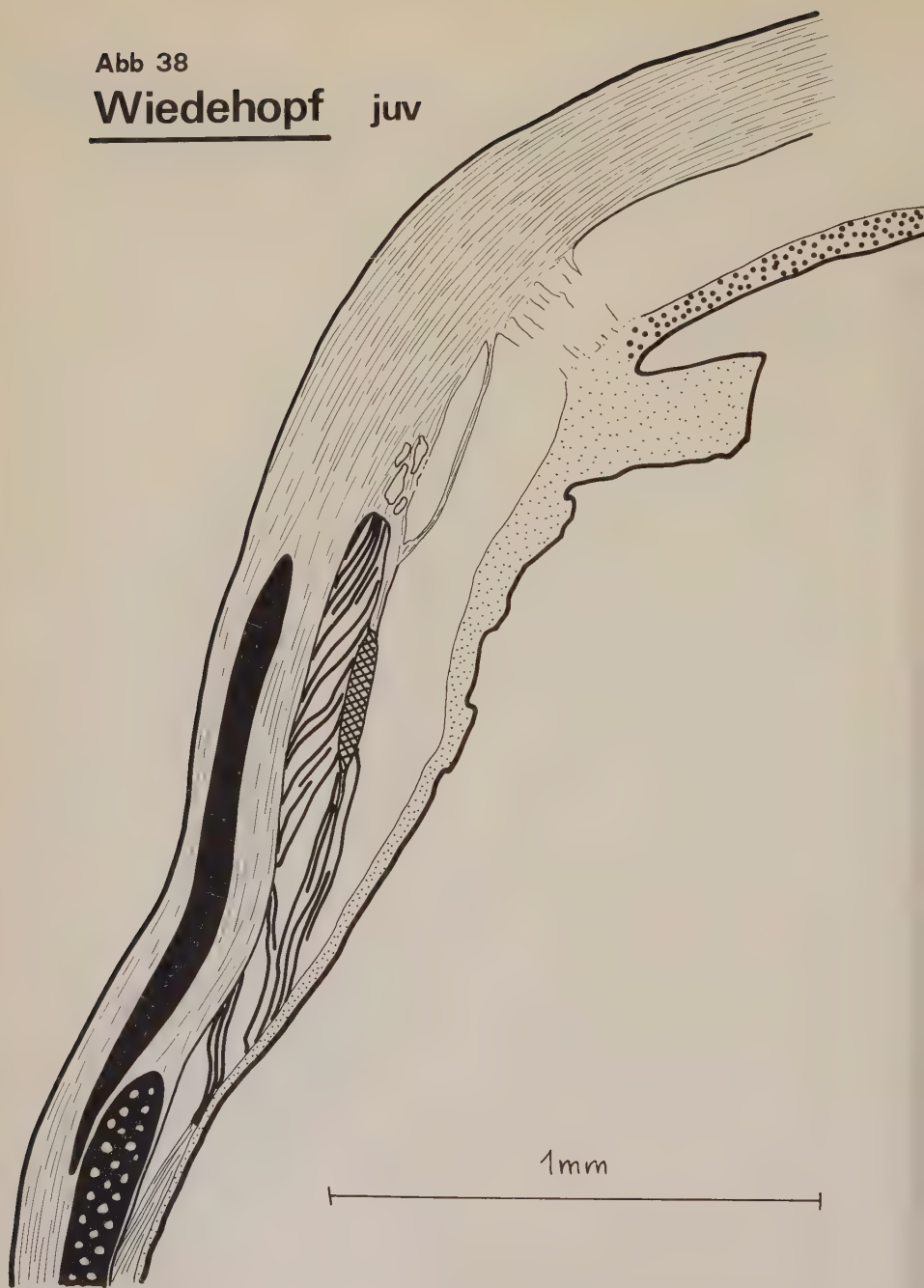


Wiedehopf (*Upupa epops*)

Der Wiedehopf gleicht prinzipiell seinen Vorgängern. Der juvenile Zustand erlaubt noch keine Angaben über Cornea, Linse, Ringwulst und Skleraelemente, weil deren Dicken und Grössen erst im Adultzustand die endgültigen Dimensionen erreichen. Die Muskeln dagegen sind in ihrer vollen Stärke vorhanden.

Abb 38

Wiedehopf juv



Mauersegler (Apus apus)

Der Mauersegler ist bekannt als schneller und sehr gewandter Flieger. Sein Auge sticht durch den allgemein feinen Bau hervor; auch der Skleralring ist hier dünner als bei den andern untersuchten Vögeln. Gesamthaft erweckt das Auge einen zierlichen Eindruck. Unter diesen Umständen erwartet man auch keine wuchtige Muskulatur; tatsächlich sind die drei Ciliarmuskeln und die Irismuskulatur sehr faserarm.

Die Cornea besitzt einen nennenswert grossen Durchmesser, ist stark gewölbt und extrem dünn. Der ungewöhnlich breite Ringwulst der grossen Linse ist besonders erwähnenswert, da er das grösste Ausmass aller Vögel erreicht (Rabl).

Der Irisquerschnitt ist ähnlich wie bei der Waldschnepfe und dem Alpenstrandläufer der grossen Linse entsprechend langgestreckt und dünn.

Abb 39

Mauersegler



Amsel (Turdus merula)

Das Amselauge zeigt wie das Taubenaue eine starke naso-temporale Asymmetrie.

Die Fasern der hintern beiden Ciliarmuskeln sind hier besonders schön zu beobachten. Ihre Ansätze liegen an der Grundplatte ziemlich weit auseinander, was uns ein einwandfreies anatomisches Auseinanderhalten der beiden Muskeln gestattet. Das Präparat zeigt zudem deutlich, dass die hintersten Fasern des Müllerschen Cm an die Sklera abzweigen, die restlichen aber an das Endstück der Cramptonfaszie führen. Nasal ziehen keine Müllerfasern an die Sklera.

Die Iris verfügt über einen kräftigen Sphincter und ausserordentlich schöne, radiäre Dilatatorfasern, wovon sich einige über mehr als die halbe Querschnittslänge verfolgen lassen. Sie stossen bis in die Pupillenzonen vor, sind aber doch zur Hauptsache in der Peripherie konzentriert. Dort entdeckt man auf einem Schnitt eine dem Endothel entlang ziehende Faser, womit demonstriert wird, dass diese in seltenen Fällen ihren angestammten Standort bei den Augenblättern verlassen können. Ausserdem wird eine radiäre Abzweigung der peripher gelegenen Ringarterie vorgeführt; sie strebt mitten durch die Sphincterbündel dem Pupillenrandgebiete zu. „

Abb 40

Amsel



Wasseramsel (*Cinclus cinclus*)

Die Wasseramsel nimmt als tauchender Singvogel in meinen Untersuchungen eine besonders wichtige Stellung ein. Da ihre Tauchfähigkeit sogar weit über jene anderer Wasservögel wie Ente, Schwan, Blässhuhn usw. hinausgeht, indem sie sich unter Wasser mit Flügelschlägen fortbewegen und Jagd auf kleine Fische machen kann, stellt sich die Frage nach entsprechender struktureller Adaptation des Auges eines flinken Fliegers an eine solche Unterwasseraktivität.

Das Auge der Wasseramsel ist nun, um es gleich vorweg zu nehmen, weit davon entfernt, ein typisches Taucherauge zu sein, besitzt aber doch einige charakteristische Tauchermerkmale: Die Ciliarzone ist kurz und die naso-temporale Asymmetrie schwach, was allerdings auch bei nichttauchenden Vögeln vorkommen kann.

Brücke/Müller sind kräftig, und die Iris erweist sich als ausserordentlich muskulös.

Die sehr dünne Cornea und der kräftige Crampton widersprechen dem Taucherprinzip (siehe Taucher), sind jedoch anscheinend Eigenschaften, die im Zusammenhang mit guter Flugfähigkeit stehen (siehe Akkommodation).

Die Cramptonfaszie, nasal sehr breit angelegt, zeigt schön ihre nahe Beziehung zur Corneainnenlamelle und ihr blindes Enden in der Mitte des Ciliarkörpers, ohne an der Sklera befestigt zu sein.

Die Iris beeindruckt durch ihre aussergewöhnliche Stärke. Vom Stroma gibt es nirgends etwas zu sehen. Keine andere der untersuchten Vogelarten besitzt so viele Dilatatorfasern, die man vorwiegend peripher nachweisen kann. Die zahlreichen kleinkalibrigen Gefässe reihen sich am Endothel konzentrisch nebeneinander; elastische Zirkulärbündel verlaufen wie üblich in der Peripherie.

Abb 41

Wasseramsel nas



Zusammenfassung

Der in dieser Gruppe grosse Variationenreichtum erschwert eine einfache Darstellung. Prinzipiell stellt sich aber die Normalgruppe inbezug auf die zur Diskussion stehenden Augenstrukturen intermediär zwischen die beiden Extremgruppen Taucher und Eulen:

- Mehr oder weniger ausgeprägte naso-temporale Asymmetrie.
- Cornea meistens recht dünn und stark gewölbt.
- Linse mehr oder weniger gross. Sehr unterschiedliche Ringwulstbreite.
- Ciliarmuskulatur: Alle drei Muskeln gut entwickelt mit Dominanz des Crampton.
- Irismuskulatur: Sphincter meistens recht kräftig. Radiäre oder schräge Dilatatorfasern vorhanden.

(Siehe Schema-Zeichnung Seite 125)

TAUCHER

In der Gruppe der Taucher werden im hier gegebenen Zusammenhang nur solche Wasservögel aufgeführt, die imstande sind, mit Hilfe des Gesichtssinnes unter Wasser zu jagen, also Formen, bei denen Adaptationen ans Unterwassersehen erwartet werden dürfen.

Untersucht wurden folgende Arten:

Königspinguin	(Pinguine)
Krähenscharbe	(Kormorane)
Trottellumme	(Alken)
Haubentaucher	(Lappentaucher)

Königspinguin (*Aptenodytes patagonica*)

Das Auge des Pinguins weist gegenüber dem Normalaugentyp eine Reihe von Strukturunterschieden auf, die, wie später gezeigt werden soll, als Unterwasseranpassungen gewertet werden müssen. Das Auge ist ausgezeichnet durch seinen soliden Bau, die aussergewöhnlich dicke und flache Cornea mit kleinem Durchmesser und eine entsprechend kleine Linse, deren Ringwulst extrem schmal ist.

Besondere Beachtung verlangen Position und Gliederung der Ciliarmuskeln. Diese erscheinen vorerst als einheitliches Paket, das zurückversetzt, vorne erst hinter dem Skleralringvorderrand ansetzt und sämtliche Fasern an die Grundplatte sendet. Bei genauerer Untersuchung können jedoch in diesem kompakten Bündel drei Arten von Fasern unterschieden werden:

Die vordersten gehen von der äussern Bündelstirnseite an die Innenseite des bindegewebigen Skleralringüberzuges. Sie sind sehr kurz und müssen ihrem Verlauf entsprechend als Fasern eines offensichtlich reduzierten Crampton angesprochen werden. Das Gros der Fasern zieht von der Stirnseite und längs der kurzen Cramptonfaszie nach hinten an die Grundplatte. Nach unsern Muskeldefinitionen darf diese Teilportion als ein nach vorn erweiterter Müller betrachtet werden. Eine dritte Fasergruppe schliesst der soeben genannten unmittelbar an und führt von der Sklera an die Grundplatte, oder sie geht direkt in Fasern des elastischen Ringbandes über, stellt also die Brückesche Portion dar.

Der Abstand zwischen Cm und Cornea ist infolge der rückwärtigen Lage der Muskulatur sehr gross. Im Zusammenhang mit der Cramptonreduktion wird in diesem Bereich auch keine Sehne gebildet; ebenso kann nicht mehr von einer Cramptonfaszie gesprochen werden, da das entsprechende Bindegewebeband den

nach vorne erweiterten Müller begleitet.

Die Fasern des elastischen Ringbandes erreichen beim Pinguin ungewohnte Ausmasse wie bei keinem andern der studierten Vögel.

Die Iris beeindruckt durch ihren mächtigen Sphincter, der das Stroma auf ein Minimum verdrängt hat; schräge Dilatatorfasern bestehen bis weit in den pupillären Bereich. Ausserdem stossen wir peripher wiederum auf eine grosse Ringarterie und ein kräftiges elastisches Ringbündel. Dem Endothel entlang liegen viele kleine Ringgefässe.

Die Zeichnung stellt einen Vertikalschnitt dar; in dieser Ebene reicht die Chorioidea bis weit in den Ciliarbereich hinein.

Abb 42

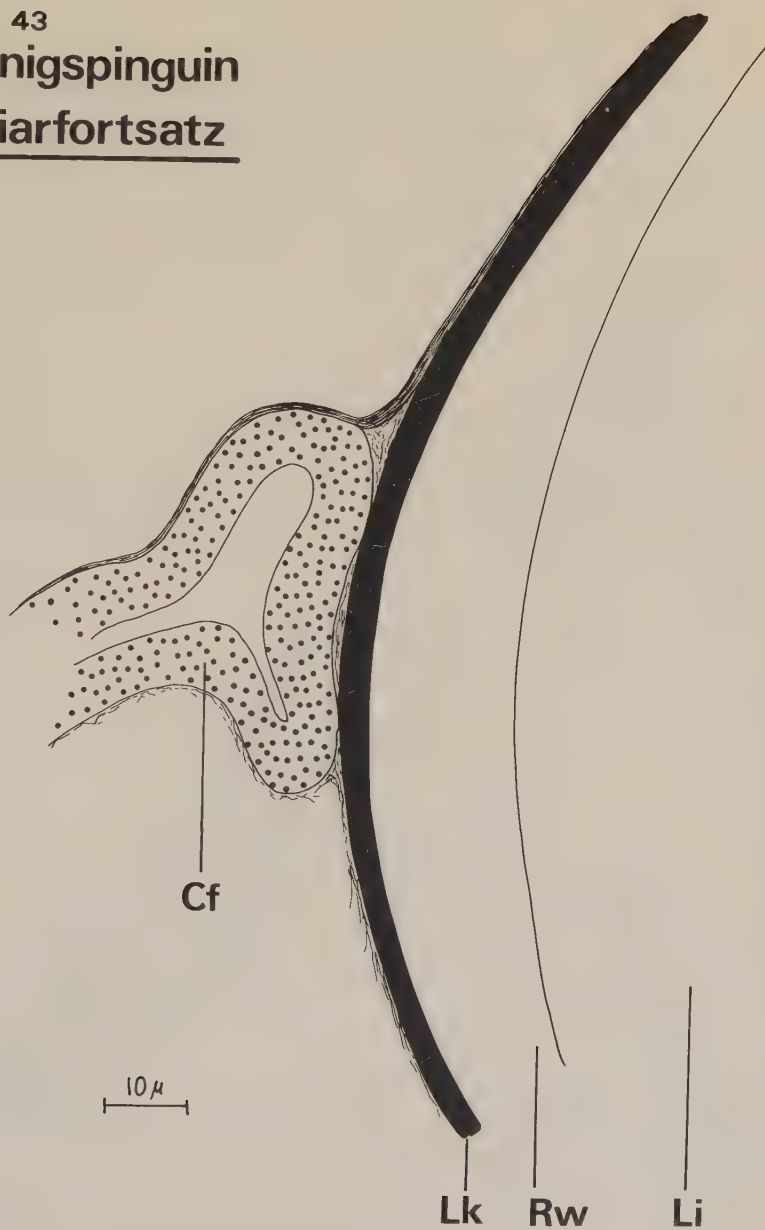
Königspinguin vent



Abb 43

Königspinguin

Ciliarfortsatz



Krähenscharbe (Phalacrocorax aristotelis)

Obwohl sich Krähenscharbe und Pinguin inbezug auf systematische Position, Körperbau und Lebensweise wesentlich unterscheiden, führen offenbar die Anforderungen, die an das Auge dieser beiden Unterwasservögel gestellt werden, zu sehr ähnlichem Augenbau.

Die Ciliarmuskulatur ist allerdings bei der Krähenscharbe etwas geringer entwickelt und dementsprechend deren Stirnpartie auch weniger ausgeprägt.

Der Irissphincter ist wie beim Pinguin von enormer Stärke.

Trottellumme (Uria aalge)

Für die Trottellumme gilt weitgehend das gleiche wie für den Pinguin, mit dem Unterschied, dass bei diesem entenähnlichen Meerestaucher die "Cramptonfaszie" und die Sklera in spitzem Winkel aufeinander zulaufen und deshalb keine Muskelstirnseite gebildet wird.

Abb 44

Krähenscharbe juv



Abb 45

Trottellummen juv



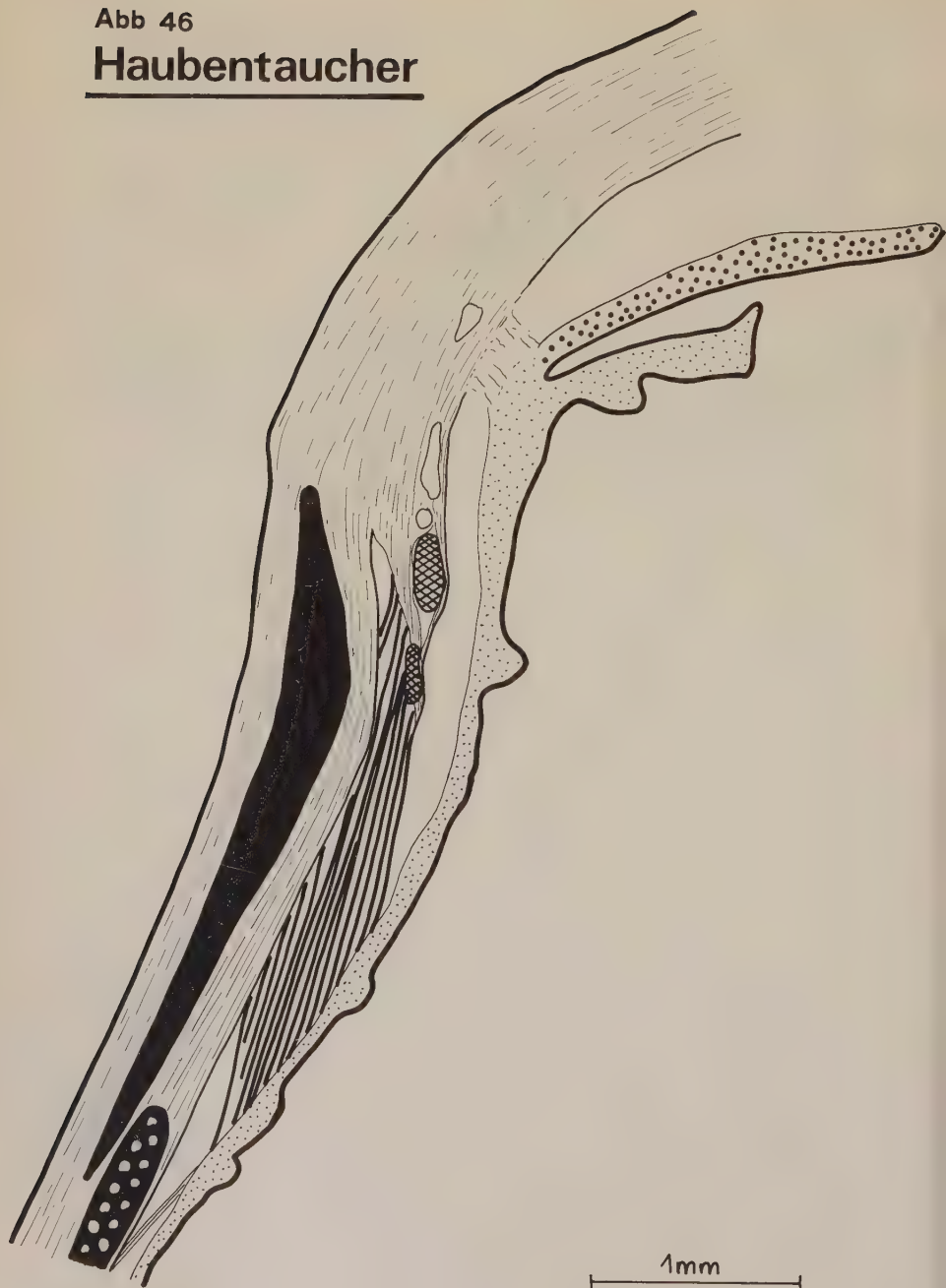
Haubentaucher (Podiceps cristatus)

Das Haubentaucherauge weicht in einigen Punkten leicht von den bisher beschriebenen Taucheraugen ab. Die Ciliarzonen sind länger, und die Irismuskulatur ist eher gering entwickelt. Allerdings muss die Muskelstärke immer in Relation zu den Linsendimensionen gestellt werden, und die Haubentaucherlinse ist tatsächlich nach dem Taucherschema recht klein. Die andern Bedingungen, die ein Auge zu einem Taucherauge stem-peln, sind durchaus erfüllt.

Eine hervorragende Uebersichtlichkeit erlauben die Präparate bei der Ciliarmuskulatur, da der Grossteil der Muskelfasern über der gesamten Länge genau in der Schnittebene liegt. Wegen der verlängerten Ciliarzonen sind die Fasern um einiges länger als beim Pinguin, verlaufen aber nach demselben Prinzip. Sehr deutlich sind die wenigen Cramptonfasern zu verfolgen, die hier von der vorne stark verbreiterten, kurzen "Cramptonfaszie" zur Sklera ziehen.

Abb 46

Haubentaucher



Zusammenfassung

Die Erwartung, dass die Augen extremer Unterwasserjäger konvergente Strukturveränderungen im Vergleich zum Normalauge aufweisen, hat sich nach Untersuchung vier repräsentativer Vertreter bestätigt. Ohne vorerst die Strukturunterschiede zu deuten, kann das Taucherauge wie folgt charakterisiert werden:

- Geringe naso-temporale Asymmetrie mit kurzen, kräftigen Ciliarzonen.
- Dicke und flache Cornea.
- Relativ kleine, stark abgekugelte Linse mit extrem schmalen Ringwulst.
- Ciliarmuskulatur: Crampton reduziert
Müller + Brücke erweitert
Muskeln inserieren hinter dem Vorderrand des Skleralrings.
- Enorm kraftvoller Iris sphincter.
- Im allgemeinen faserreiches Ringband.

(Siehe Schema-Zeichnung Seite 126)

NACHTAUGEN

Die in dieser Gruppe zusammengefassten Vögel zeichnen sich dadurch aus, dass sie sich auch bei geringem Lichtangebot gut zu orientieren vermögen. Steatornis kann sich sogar bei völliger Dunkelheit zurechtfinden, wobei unter solchen Umständen allerdings nicht mehr das Auge, sondern eine Echolotvorrichtung die Orientierungsfunktion übernimmt. Immerhin dürfte auch das Auge dieses Vogels in seinem Bau den Anforderungen, die ein nächtliches Fliegen stellen, gerecht werden. Wenn bei Steatornis ein zusätzliches Orientierungssystem die Augenfunktion sicher teilweise kompensiert, so gilt ähnliches für den Kiwi. Dieser nachtaktive Vogel dürfte sich weitgehend mit Hilfe des Geruchsinns zurechtfinden. Auch bei Caprimulgus und bei den Eulen, deren Gehörsinn bei der Ortung der Beute eine Rolle spielen dürfte, sind, da diese Vögel vorwiegend nachts zu jagen pflegen, Anpassungen ans Dämmerungssehen zu erwarten.

1. . Eulen

Waldkauz (*Strix aluco*)

Das Auge ist ausserordentlich gross und tubusförmig. Die Tubusform ermöglicht den Aufbau einer ebenfalls mächtigen Linsse. Diese ist vorne und hinten eher abgeflacht und weist einen, bezogen auf den enormen Durchmesser, schmalen Ringwulst auf. Die Cornea hat einen der Linsengrösse entsprechenden gewaltigen Durchmesser, ist sehr dünn und annähernd zu Kugelform gewölbt.

Der Waldkauz präsentiert ein einfaches Muskelbild:

Wir finden einen kräftigen, weit vor dem Skleralring ansetzenden Crampton. Infolge der vorgeschobenen Muskellage ist die Cramptonsehne temporal nur kurz und nasal völlig abwesend. Im hintern Ciliarbereich erkennt man einige wenige Fasern einer reduzierten Brücke, während Müllersche Fasern nicht nachweisbar sind.

Die Iris Muskulatur erweist sich als gering entwickelt, ebenso das Ligamentum pectinatum iridis.

Der asymmetrische Skleralring hat die wuchtigsten Ausmasse sämtlicher untersuchten Vögel. Die Knochen enthalten dabei innen voluminöse Hohlräume, die der Gewichtsersparnis dienen dürften. Verglichen mit dem massiven Skleralring erscheint die Knorpelschale sehr dünn. Deren Vorderrand zeigt keine Verdickung.

Jegliche Fasern eines elastischen Ringbandes scheinen zu fehlen.

Abb 47

Waldkauz



1mm

Steinkauz (*Athene noctua*)

Das vom Steinkauz zur Verfügung stehende Auge hat seine Adultgrösse noch lange nicht erreicht. Immerhin kann ohne weiteres festgehalten werden, dass es in seinen wesentlichen Baumerkmalen mit jenen des Waldkauzes übereinstimmt.

Ueber Cornea und Linse, deren Differenzierung noch eine Weile andauern wird, kann noch nichts ausgesagt werden. Hingegen scheint die Muskulatur weitgehend entwickelt.

Wir registrieren einen kräftigen, weit vorn liegenden Crampton, einen etwas ausgeprägteren Brücke als beim Waldkauz, die Abwesenheit des Müllers und wenige elastische Ringfasern. Schön sichtbar sind die nasal in die verdickte Cramptonfaszie verlegten Lumen des Schlemmschen Kanals.

Die Iris erscheint, da sie aussen von einer breiten Stromaschicht belegt ist, ziemlich dick, dürfte aber auch adult sehr arm an Muskelfasern bleiben.

Abb 48

Steinkauz juv nas



Die Merkmale eines Eulenauges lassen sich folgendermassen zusammenfassen (in Uebereinstimmung mit Leplat und Franz):

- Sehr voluminöses, stark asymmetrisches, tubusförmiges Auge.
- Durch Tubusform bedingter, riesiger Corneadurchmesser, Cornea selbst sehr dünn mit beinahe kugelförmiger Wölbung.
- Ciliarmuskulatur konzentriert auf weit vorgeschobenen, kräftigen Crampton. Der Brücke ist mehr oder weniger reduziert und der Müller nicht vorhanden.
- Elastisches Ringband fehlend oder spärlich.
- Irismuskulatur und Ligamentum allgemein schwach.
- Speziell stabiler, die Tubusform bewirkender Skleralknochen.

(Siehe Schema-Zeichnung Seite 127)

2. Andere Nachtvögel

Caprimulgus, Steatornis und Kiwi wurden mir freundlicherweise vom Britischen Naturhistorischen Museum zur Verfügung gestellt.

Leider sind bei allen drei Formen die Ciliarfortsätze gerissen und die Linse ins Augeninnere verschoben worden. Trotz dieser Beschädigungen konnten die für unsern Vergleich wichtigen Strukturen ermittelt werden.

Nachtschwalbe (Caprimulgus europaeus)

Die Nachtschwalbe nimmt in meiner Liste eine besonders interessante Stellung ein, da es sich dabei um einen nächtlichen Vogel handelt, der jedoch aufgrund seiner Kopfform keine Tubausagen (Eulen) erwarten lässt.

Schon rein äusserlich erkennt man ein Nachtaugencharakteristikum: Eine sehr weite Cornea mit starker Wölbung. Die Cornea erweist sich im Schnitt erwartungsgemäss als sehr dünn. Das Auge verfügt zudem über eine der beträchtlichen Lichtweite entsprechenden, gewaltige, stark abgekugelte Linse mit nur relativ schmalem Ringwulst.

Wegen der auch in der Muskelzone eingetretenen Schäden kommt meinen Aussagen über die Ciliarmuskulatur nicht absolute Gültigkeit zu.

So sind nasal Cramptonfasern vorhanden, temporal aber fehlen sie, wobei eine allfällige einseitige Reduktion in diesem Ausmass unglaublich ist. Die bestehenden Cramptonfasern setzen weit vorne an. Müllersche Fasern scheinen beidseitig zu fehlen, und der Brücke ist nur sehr unbedeutend. Cornea, Linse und Muskelsituation erinnern demnach an Eulenverhältnisse.

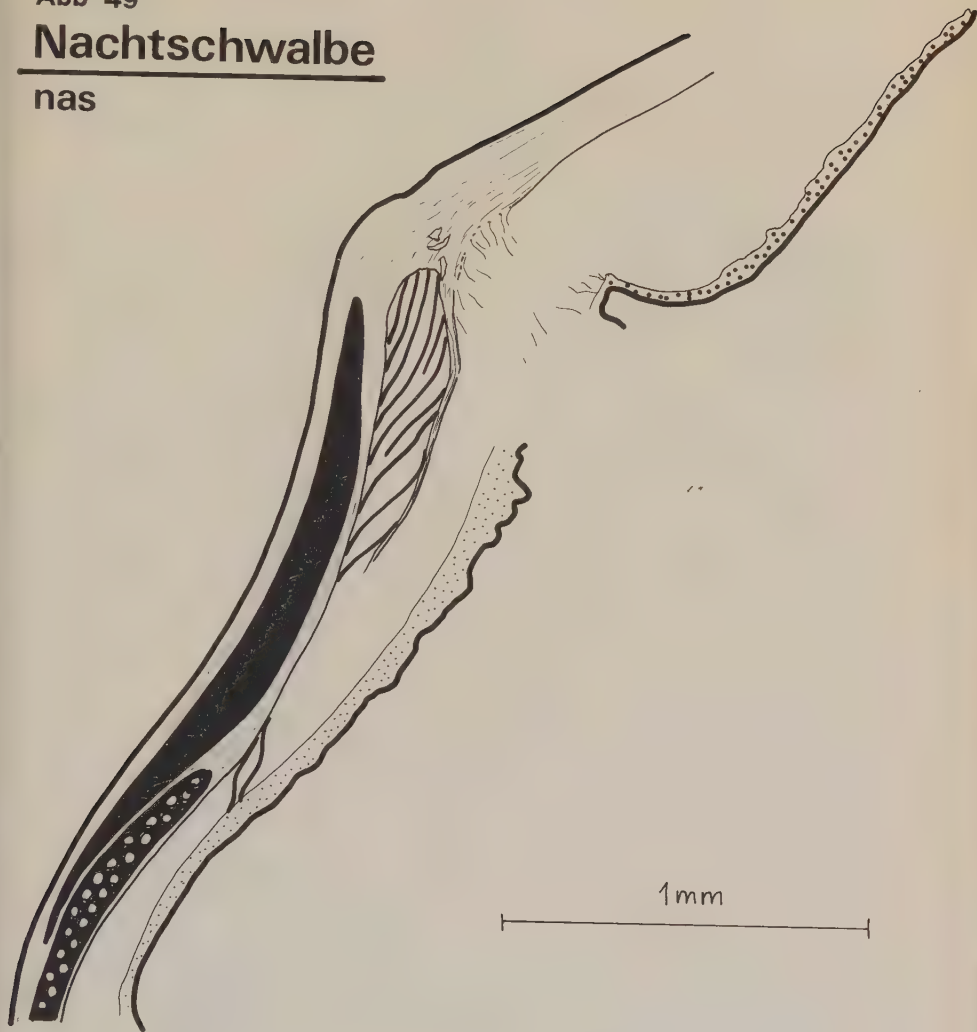
Die Iris ist sehr grossflächig, aber, wie es immer bei überdurchschnittlich grossen Linsen der Fall ist, so dünn, dass kaum Strukturen zu beobachten sind.

Nach Gilliard/Steinbacher können Nachtschwalben auch tags gut sehen, was durch die Art der Retinaschichtung bestätigt wird, da dieser kein typischer Nachtaugencharakter zukommt.

Abb 49

Nachtschwalbe

nas



Fettschwalm (*Steatornis caripensis*)

Die Familie der Fettschwalme (*Steatornithidae*) wird nach Gilliard/Steinbacher nur durch eine einzige Art, eben *Steatornis caripensis*, repräsentiert, die heute nach Griffin nur noch in gewissen Höhlen im nördlichen Südamerika und auf Trinidad vorkommt. Da die Indianer das unter der Haut liegende Fett der Vögel verarbeiteten und deshalb die Jungtiere in gewaltigen Mengen erschlugen, wurde die Art schwer dezimiert; sie ist heute stark geschützt.

Die Tiere leben tagsüber in Höhlen und können sich auch in völliger Finsternis zurechtfinden. Die Orientierung erfolgt durch Echolot. Inwieweit auch das Auge beim Nacht- und Dämmerungssehen einen Beitrag zur Orientierung leistet, ist bisher nicht erörtert worden. Die Tatsache, dass die Vögel ebenfalls ausserhalb ihrer Höhlen während der Dunkelheit aktiv sind, lässt die Vermutung zu, die bestätigt werden kann, dass auch das Sehorgan Merkmale eines Nachtauges zeigt.

Das Auge muss schon allein aufgrund der weiten, dünnen Cornea und der sehr grossen Linse, deren Ringwulst schmal ist, bei den Nachtaugen eingeordnet werden. Das kräftig gebaute, deutlich asymmetrische Auge besitzt einen wuchtigen, weit nach vorn reichenden Skleralring, aber nur kurze Ciliarzonen. Die Knorpelschale ist vorn in bedeutendem Masse keulenartig verdickt.

Die Ciliarmuskulatur setzt sich aus einem bemerkenswert starken Crampton und einem Brücke zusammen; ein Müller scheint, wie bei den Nachtschwalben, nicht vorhanden zu sein. Die Cramptonfaszie ist, an den Waldkauz erinnernd, sehr dünn.

Die Irismuskulatur zeichnet sich im Verhältnis zur Linsengrösse durch Spärlichkeit aus.

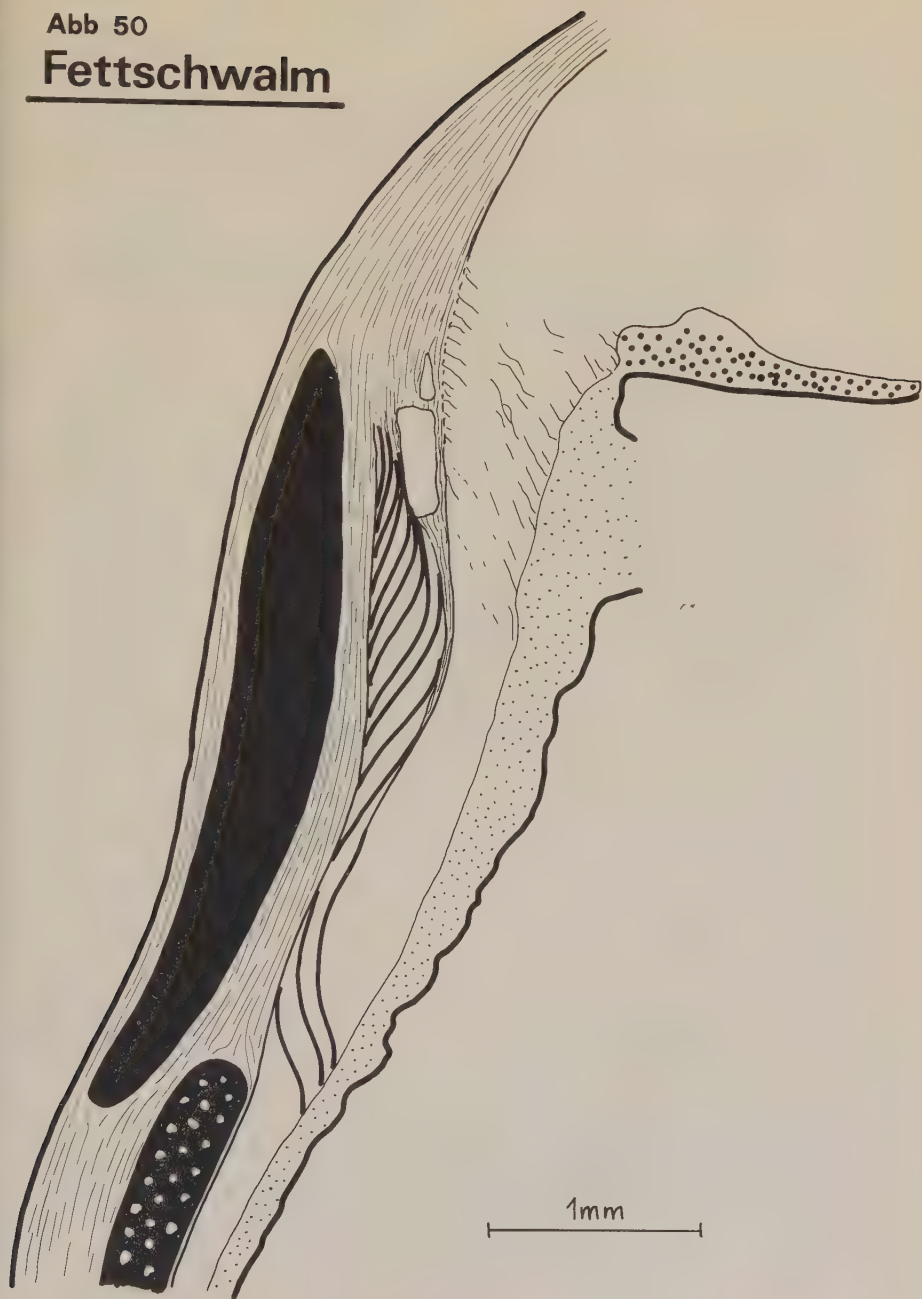
Der beträchtliche Grad der erwähnten keulenartigen Knorpelschalenverdickung liesse eigentlich ein straffes elastisches Ringband erwarten, das jedoch nur undeutlich erkennbar ist. Es besteht die Möglichkeit, dass die feinen Fasern teilweise weggerissen wurden.

Der Fettschwalm präsentiert eine typische Nachtretina; die äussere Körnerschicht ist breit, die innere schmal, und die Ganglienzellschicht besteht lediglich aus vereinzelter Zellen.

Wir sehen also, dass das Auge dieses einmaligen Vogels durch keine aussergewöhnlichen Extravaganzen hervorsteicht; es erweist sich bloss als ein nicht allzu grosses und soweit sichtbar, als ein völlig intaktes und für das Nachtsehen gut geeignetes Instrument mit der Betonung auf Lichtempfindlichkeit (Stäbchenretina).

Abb 50

Fettschwalm



Kiwi (Apteryx australis)

Die lange Zeit intensiv gejagten, nächtlichen Tiere leben nur noch in geringer Anzahl auf Neuseeland. Sie zeichnen sich durch Flugunfähigkeit, langen Schnabel mit weit vorn liegenden Nasenlöchern und Riechfähigkeit aus, die bei Vögeln sonst nie gut entwickelt ist.

Die Augen sind ungewöhnlich winzig und ziehen deshalb die volle Aufmerksamkeit auf sich. Bei Nachtvögeln erwartet man grosse und lichtstarke Augen (Eulen, Nachtschwalben, Fetteschwalme), doch kann der Kiwi offenbar darauf verzichten.

Die Cornea ist dick, und die Linse hat nur einen unbedeutend schmalen Ringwulst. Die Ciliarzonen sind kurz und dick.

Die Ciliarmuskulatur hat einen für Vögel seltsamen Aufbau, sie ist äusserst spärlich und lässt sich in kein bekanntes Schema einordnen; temporal registriert man wenige Fasern vom hintern Teil der Grundplatte nach vorn laufen und dort hinter dem Vorderrand des Skleralrings in ein Paket kollagener Bindegewebefasern versickern. Weiter vorne, ungefähr auf der Höhe des Skleralringvorderrandes, finden wir eingebettet in den kollagenen Fasern, ein kleines Bündel quergeschnittener Muskelfasern, über deren Funktion ich mir nicht im klaren bin. Ein echter Crampton ist es sicher nicht, höchstens eine reduzierte Form davon. Die zuerst erwähnten Muskelfasern dürften wohl als modifizierten Brücke bezeichnet werden.

Nasal sucht man in den meisten Schnitten vergeblich nach Muskelfasern. Statt dessen ist die Muskelzone dort von einem lockern Netz elastischer Fasern erfüllt. Nur hie und da findet man eine bis zwei Fasern wie temporal.

Das elastische Ringband existiert, ohne dass die Knorpelschale vorne wesentlich verdickt wäre.

Die Iris lässt zahlreiche Sphincterbündel erkennen; quantitativ betrachtet muss aber die Muskulatur doch als eher spärlich eingesetzt werden.

Die Sonderstellung dieses Auges rechtfertigt auch einen Blick auf die Retina, die einen dicken Sehnerv entlässt und wie diejenige von Steatornis eine echte Nachtretina ist. Eine allfällige Degeneration ist nicht erkennbar, umso weniger, als die Chorioidea sehr gut durchblutet ist, was auf eine voll leistungsfähige Retina hinweist.

Bei der Inspektion der Retina stösst man auf ein ausserordentlich interessantes Phänomen: Der Pecten besteht nämlich beim Kiwi nicht aus einem bei Vögeln üblichen gefalteten Kamm, sondern aus einem kurzen, stark pigmentierten, unweigerlich an Echsen erinnernden, tropfenförmigen Zapfen.

Abb 51
Kiwi



b) Gesamtvergleich-Diskussion

Im vorangehenden Kapitel wurde einerseits nach systematischen Gesichtspunkten gegliedert, andererseits aber auch eine Gruppeneinteilung vorweggenommen. Eine solche drängte sich auf, da die Untersuchung zeigte, dass sich die Vögel offensichtlich in drei Grossgruppen einteilen lassen, deren Augenbau offenbar durch Anpassungen an ein bevorzugtes Lebensmedium gekennzeichnet ist:

Normal-Gruppe	—————→	Luft (Tag)
Taucher-Gruppe	—————→	Wasser
Nachtvogel-Gruppe	—————→	Luft (Nacht)

Normal- und Nachtvogelgruppe lassen noch eine weitere Unterteilung zu (siehe Einteilungs-Schema).

Die Adaptationen betreffen vor allem jene Strukturen, die beim Akkommodationsvorgang eine Rolle spielen. Im folgenden sollen deshalb besonders die Bildungen, die für das Verständnis des Akkommodationsmechanismus von Bedeutung sind, beachtet und diskutiert werden. Unsere Vergleichsuntersuchung soll ermöglichen, das Funktionale aus dem Morphologischen zu verstehen.

Da bekanntlich die Ciliarmuskulatur, wie auch die Irismuskulatur, sowie parallel dazu Cornea und Linse am Akkommodationsablauf beteiligt sind und damit die für die Funktion wichtigsten Merkmale liefern, dürfte auch für den Gesamtvergleich das Augenmerk vorwiegend auf diese Gewebestrukturen gerichtet werden. Selbstverständlich dürfen dabei auch allgemeine Bau-merkmale nicht vernachlässigt werden.

α) Ciliar- und Irismuskulatur

Schon allein beim Betrachten der Ciliarmuskulatur, als wichtigster Struktur des Ciliarkörpers, drängt sich eine Gliederung in drei Gruppen auf:

1. Normalgruppe

Die meisten der betrachteten Vögel verfügen über eine mehr oder weniger gleichmässige Muskelverteilung mit drei Ciliarmuskeln und einem "normalen" Sphincter. Ich habe deshalb dieser Gruppe den Namen Normalgruppe gegeben.

2. Taucher

Die Taucher weichen auf charakteristische Art von der Normalgruppe ab, indem das Muskelgleichgewicht verschoben wurde. Die hintere Ciliarmuskulatur, dargestellt durch Brücke und Müller, wurde auf Kosten der vordern Muskulatur, dargestellt durch den Crampton, erweitert. Gleichzeitig erfuhr auch der Irissphincter eine Verstärkung.

3. Nachtvögel

Das gegenteilige Extrem wurde von den Nachtvögeln, am weitgehendsten von den Eulen, verwirklicht, indem hier die hintere Ciliarmuskulatur und der Sphincter reduziert und die vordere mit dem Crampton dominierend wurden.

Die Normalgruppe nimmt also zwischen der Taucher- und der Nachtvogelgruppe eine intermediäre Position ein. Die Stärke der drei Cm richtet sich im allgemeinen nach folgender Reihenfolge: Crampton - Müller - Brücke.

Graphisch dargestellt stehen demnach links aussen die Taucher, rechts aussen die Nachtvögel mit den Eulen extrem rechts, und dazwischen erstreckt sich ein Mittelfeld, das von der Normalgruppe beansprucht wird.

Zwischen den beiden extremen Gruppen gibt es unverkennbar gewisse Muskelrelationen:

Bei den Tauchern und den Eulen sind Crampton und Brücke/Müller ungefähr umgekehrt proportional. Innerhalb eines jeden Auges scheint zudem Proportionalität zwischen dem Sphincter und der hintern Cm zu bestehen.

Nach Rochon-Duvigneaud(1943) sind der Crampton des Kormorans stark, der Brücke auf wenige Fasern isoliert und die Iris extrem muskulös. Seine Auffassung über die Cm kollidiert al-

lerdings mit meinen Beobachtungen. Dass offenbar Rochon-Duvigneaud die Taucheraugen nicht sehr umfassend untersucht hat, geht aus seiner damaligen Schlussbemerkung hervor, wonach zur Zeit das Taucherauge noch ungenügend studiert sei, und er weist auf die Lappentaucher, Alken und besonders Pinguine hin.

Nach Leplat (1912) fehlt den Nachtraubvögeln der Müller, der Brücke sei dagegen kräftig ausgebildet; dieses möchte ich allerdings sehr bezweifeln, umso mehr, als bei Rochon-Duvigneaud der Eulencrampton mächtig und der Brücke oft reduziert sind, so bei Steinkauz, Schleiereule und Zwergohreule.

ß) Cornea

Wenn wir anschliessend Cornea und Linse und wenn nötig noch den allgemeinen Baucharakter in den Vergleich einbeziehen, kommen wir zu einem gut abgerundeten Bild. Ohne auf fragwürdige Messungen einzugehen, kann man beurteilen, ob eine Cornea als dick oder dünn einzustufen sei, wobei der Corneadurchmesser mitberücksichtigt werden sollte.

So existieren Vögel mit eindeutig dicker und solche mit eindeutig dünner Cornea. Dazwischen besteht ein diffuses Mittelfeld mit einer Dicke, die anhand histologischer Präparate lediglich als "normal" bezeichnet werden kann. Beim Abschätzen einer Corneadicke hat man sich darüber im klaren zu sein, dass eine solche als dick vorgetäuscht werden kann, wenn sich die Fasern beim Eintreten des Todes (Augendruckverlust) entspannen und um einen unbestimmten Betrag auseinanderweichen.

Ueber eine dünne Cornea mit weitem Durchmesser verfügen:

Eulen	}	Nachtvögel
Nachtschwalbe		
Fettschwalm		
Mäusebussard	}	Tagraubvögel
Turmfalke		
Mauersegler		
Waldschnepfe		
Alpenstrandläufer		
Taube		
Wasseramsel		

Eine dicke Cornea mit kleinem Durchmesser finden wir bei den Tauchern.

Oft ist eine dünne Cornea mit einem zierlichen, dünnwandigen Augenbau gekoppelt (Mauersegler, Limicolen, Nachtschwalben Tauben), manchmal aber ebenso mit einem schweren (Eulen, Fetteschwalme und Tagraubvögel).

Die Taucher verfügen also fast durchwegs (leichte Abweichung des Haubentauchers) über eine dicke, abgeflachte Cornea mit kleinem Durchmesser, und sie stellen in dieser Hinsicht das genaue Gegenteil eines Tubusauges dar; die Extreme drücken sich demnach nicht nur in der Muskelanordnung, sondern auch im Corneacharakter aus. Wir haben ebenfalls gesehen, dass ein Taucherauge sehr schwer und solid gebaut ist und dabei der Pinguin an der Spitze steht.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Bild:

Vögel mit grossen Linsen (Nachtvögel, Tagraubvögel), schnelle, wendige Flieger und die Wasserramsel sind mit einer dünnen Cornea versehen, während die Taucher eine dicke haben.

Fig.1. Cornea

Dünn			Dick
Nacht-	Tagraubvögel	schnelle Flieger + Wasserramsel	Taucher

γ) Linse und Ringwulst

Die Vogellinsen gelten allgemein als gross. Besonders die lichtstarken Augen der Nachtvögel, speziell natürlich die Tubusaugen, die Kugelaugen (Tagraubvögel) und interessanterweise die Augen der guten Flieger, haben Linsen von überdurchschnittlichem Durchmesser. Eine weite Cornea wird also immer von einer grossen Linse begleitet.

Im Gegensatz dazu stehen die Taucher mit einer kleinen, aber stark gewölbten Linse, wobei auch die Cornea einen kleinen Durchmesser hat.

Zwischen den Extremen macht sich, wie inbezug auf Muskeln und Cornea, ein Mittelfeld breit mit "normaler Linse".

Wie ist es mit dem merkwürdigen Linsenringwulst bestellt, der in seiner Breite sehr variationsreich gestaltet in Erscheinung tritt?

Kaum vorhanden ist er bei den Täuclern und mit Abstand am breitesten beim Mauersegler. Ueberdurchschnittlich breit zeigt er sich ebenfalls bei den guten Fliegern, eher schmal dagegen bei den Nachtaugen. (Genauere Auskunft geben Messungen im Kapitel Akkommodation).

Die Linsensituation kann folgendermassen skizziert werden:

Fig.2. Linse und (Ringwulst)

Gross			Klein
Nacht-	Tagraubvögel	schnelle Flieger	Taucher
(Schmal)		(Breit)	(Sehr schmal)

Normalgruppe

Obwohl sich die Normalgruppe schematisch durch den "Normaltyp" darstellen lässt, erfordern doch gewisse Unterschiede, die aber im Rahmen bleiben, eine weitere Aufspaltung. Prinzipiell ist die Gruppe daran zu erkennen, dass drei Ciliarmuskeln vorliegen, die aber in der Art ihrer Proportionierung eine Tendenz in der einen oder andern Extremrichtung anstreben können. So gibt es Vögel, die aufgrund ihrer Muskelverteilung oder anderer Merkmale wie Cornea, Linse, Form eher den Tauchern, und solche, die eher den Tubusaugen nahe stehen.

Vorerst sollen die im Zentrum der Normalgruppe sich befindenden Exemplare erwähnt werden, also jene Vögel, die durch keine besondern Eigenschaften hervorstechen, bei denen alles "normal" ist.

In dieser Kategorie dürfen folgende der untersuchten Vögel genannt werden:

Huhn
 Truthuhn
 Goldfasan
 Wiedehopf
 Zwergrohrdommel
 Nachtreiher
 Amsel
 Venezuela-Amazone

Es scheint, als ob die Wasservögel eine leichte Tendenz zeigten, den Tauchern zu gleichen. Zwischen den untersuchten Wasserformen und den oben genannten Landformen der Normalgruppe lässt sich jedoch keine scharfe Grenze ziehen, obwohl die Wasservögel fast durchwegs einen kräftigen Sphincter und einen soliden Augenbau vorweisen. Aber gerade die Hühnervögel als typische Vertreter der Normalgruppe sehen ganz ähnlich aus. Als hochinteressanter Fall steht die Wasseramsel vor uns. Ihr Auge vereinigt in sich Eigenschaften, wie sie Tauchern sowohl als auch guten Fliegern zukommen. Dies drückt sich so aus, dass sämtliche Muskeln sehr gut entwickelt sind,

wobei die Iris speziell hervorgehoben werden muss, deren Muskelkräfte durchaus an eine echte Taucheriris herankommen. Keines der untersuchten Augen besass so zahlreiche Dilatatorfasern. Im Kontrast zu den Tauchern ist die Cornea hingegen sehr dünn, was bekanntlich auf eine hohe Flugtauglichkeit hinweist.

Wenden wir uns jetzt den Vögeln zu, deren Augen durch Eigenschaften ausgezeichnet sind, die auch Tubusaugen zukommen. Dabei sind, wenn wir einmal von der Augenform ausgehen, die Tagraubvögel zu nennen, deren Augen eine charakteristische Kugelgestalt angenommen haben, womit die Tagraubvogelaugen rein formmässig zwischen den Flachaugen des Gros der Vögel und den Tubusaugen der Eulen stehen. Die Vor- und Nachteile dieses Augentyps kommen im letzten Kapitel noch zur Sprache. Ausser der Kugelform gibt es noch weitere Kennzeichen, die das Auge in die Nähe der Tubusaugen rücken lassen:

Die durch die Kugelform bedingte grosse Lichtweite mit der dazu gehörenden mächtigen Linse, der die Cm beherrschende Crampton, der reduzierte Brücke und die relativ spärliche Irismuskulatur. Ausserdem ist eine Annäherung an Eulenverhältnisse durch die Augenposition im Kopf gegeben, da Kugelaugen stärker nach vorn gerichtet sind als die seitlich stehenden Flachaugen.

Nach Leplat haben die Sperber einen starken Crampton und relativ schwache Brücke/Müller. Das gleiche bestätigt Rochon-Duvigneaud bei andern Tagraubvögeln.

Innerhalb der Normalgruppe muss eine weitere Unterteilung vorgenommen werden, indem einige Vögel nicht in erster Linie durch ihre Muskelverhältnisse, sondern durch ihren mehr oder weniger zierlichen Augenbau auffallen. Hieher gehören die bereits im Zusammenhang mit Cornea und Linse erwähnten Exemplare, wie Mauersegler, die beiden Limicolen und sogar die Taube. Dabei fällt auf, dass der wenigste Flieger, der Mauersegler, auch das feinste Sehorgan aufweist. Dieses charakteristische Baumerkmal lässt sich sicher mit der angestrebten Gewichtersparnis erklären, wogegen der grosse Corneadurchmesser und die mächtige, breitringwulstige Linse nach einer andern Begründung rufen, die in Kapitel III diskutiert sein soll.

Nachtvögel

Für diese Vogelgruppe gilt Aehnliches wie für die Normalgruppe.

Einerseits haben wir die Eulen mit dem extremen Tubusauge, das in seinem Bauprinzip in mancher Hinsicht dem Taucherauge gegenüber gestellt werden kann; anderseits figurieren in unserer Sammlung drei weitere Nachtformen, wovon der Kiwi und der Fettschwalm eigenartige Besonderheiten darstellen, die nur bedingt in den Gesamtvergleich einbezogen werden können.

Es hat sich erwiesen, dass die drei Nachtvögel Nachtschwalbe, Kiwi und Fettschwalm über keine Tubusaugen verfügen, obwohl sie durch eine überdurchschnittliche Lichtweite mit riesiger Linse gekennzeichnet sind. Das Nachtschwalbenauge ähnelt im allgemeinen Baucharakter eher dem Auge des Mauerseglers, während das Fettschwalm Auge einem Tagraubvogelauge gleicht. Der Kiwi passt aufgrund seiner sonderbaren Abweichungen in keine der Vergleichsgruppen; allein die für Vögel einmalig geringe Augengrösse lässt ihn abseits stehen. Zudem stempeln ihn die reduzierte Ciliarmuskulatur und der zapfenförmige Pecten zum Spezialfall.

Mit einiger Verblüffung stellt man beim Betrachten der Nachtvögelretina fest, dass lediglich Fettschwalm und Kiwi eine echte Stäbchenretina aufweisen, während die Eulen und die Nachtschwalbe zahlreiche Zapfen eingebaut haben, was ihre erstaunliche Tagessehtüchtigkeit erklärt.

Sonderfall Kiwi

Dieser eigenartige Vogel soll nun noch etwas ausführlicher beleuchtet werden.

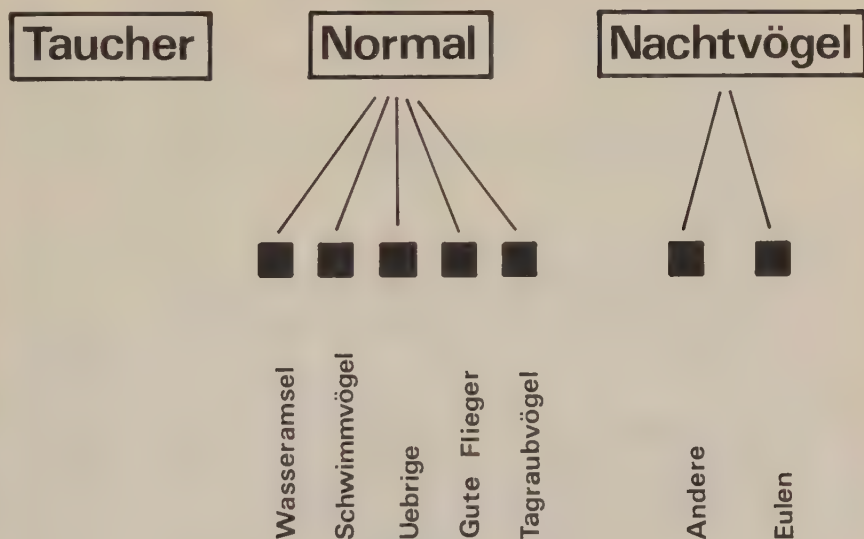
Er ist ein flugunfähiger Nachtvogel mit sehr kleinen Augen und einer für Vögel einmalig gut entwickelten Riechapparatur. Der im ganzen eigenartige Habitus, wie auch die Lebensweise dieses Vogels, deuten an, dass zur Zeit seiner Heranbildung Feinde offenbar fehlten, oder der selektionierende Faktor Feind nicht oder nicht mehr wirksam war. So konnten die Kiwis auf eine Tragflügelbildung verzichten oder diese reduzieren.

Auf die Augenbildung hat sich das nächtliche Bodenleben ebenfalls massiv ausgewirkt. Kiwis entwickelten lediglich kleine, allerdings sehr lichtempfindliche Augen (Stäbchenretina) mit nur beschränkten Akkommodationsmöglichkeiten (gering entwickelte Cm); das Auge ist ganz offensichtlich nicht ihr Hauptsinnesorgan. Stattdessen förderten sie als Bodentiere den Geruch- und Tastsinn und erhielten laufkräftige Beine.

Wenn auch die gering entwickelte Ausbildung gewisser Strukturen von der Lebensweise her verständlich erscheint, so stellt sich doch die spezielle Frage, ob die strukturell markanteste Eigenart, nämlich der "reptilienhafte Zapfen", nicht ebenfalls im Zusammenhang mit der Flugunfähigkeit stehen könnte. Selbstverständlich kann diese Frage nicht schlüssig beantwortet werden. Ich möchte aber doch betonen, dass der Kiwi wahrscheinlich der einzige Vogel ist, der auf einen Pecten verzichten kann. Damit wird doch einigen Theorien, die dem Pecten, abgesehen vom Ernährungsorgan, eine Funktion im Zusammenhang mit dem Fliegen oder der Bewegungswahrnehmung zumuten, eine gewisse Stütze verliehen.

Fig.3. Einteilungs-Schema I

GRUPPEN



Schematisch dargestellt durch:

Tauchertyp

Normaltyp

Eulentyp

Jede dieser Gruppen kann durch einen charakteristischen Typ schematisiert werden, der die wesentlichsten Gruppenmerkmale enthält, wobei die Nachtaugen durch das in seiner Lichtstärke am extremsten in Erscheinung tretende Tubusauge der Eulen vertreten werden.

Fig. 4. Vergleichs-Schema II

	<u>TAUCHER</u>	<u>NORMAL-GRUPPE</u>					<u>NACHTVOEGEL</u>	
		Wasseramsel	Schwimmvögel	Uebrige	Gute Flieger	Tagraub.	Andere	Eulen
Crampton	—	+++	++	++	++	+++	+++	+++
Brücke+Müller	+++	+++	++	++	+	+	+	+
Iris	+++	+++	++	++	+	+	+	+
Cornea	■		■	■				
Linse	●	●	●	●	●	●	●	●
Ringwulst								
Augenform	flach	flach	flach	flach	flach	rund	flach	tubus
Augenbau	schwer	normal	mittelschw.	normal	leicht	schwer	normal	schwer

Erläuterungen zum Vergleichs-Schema

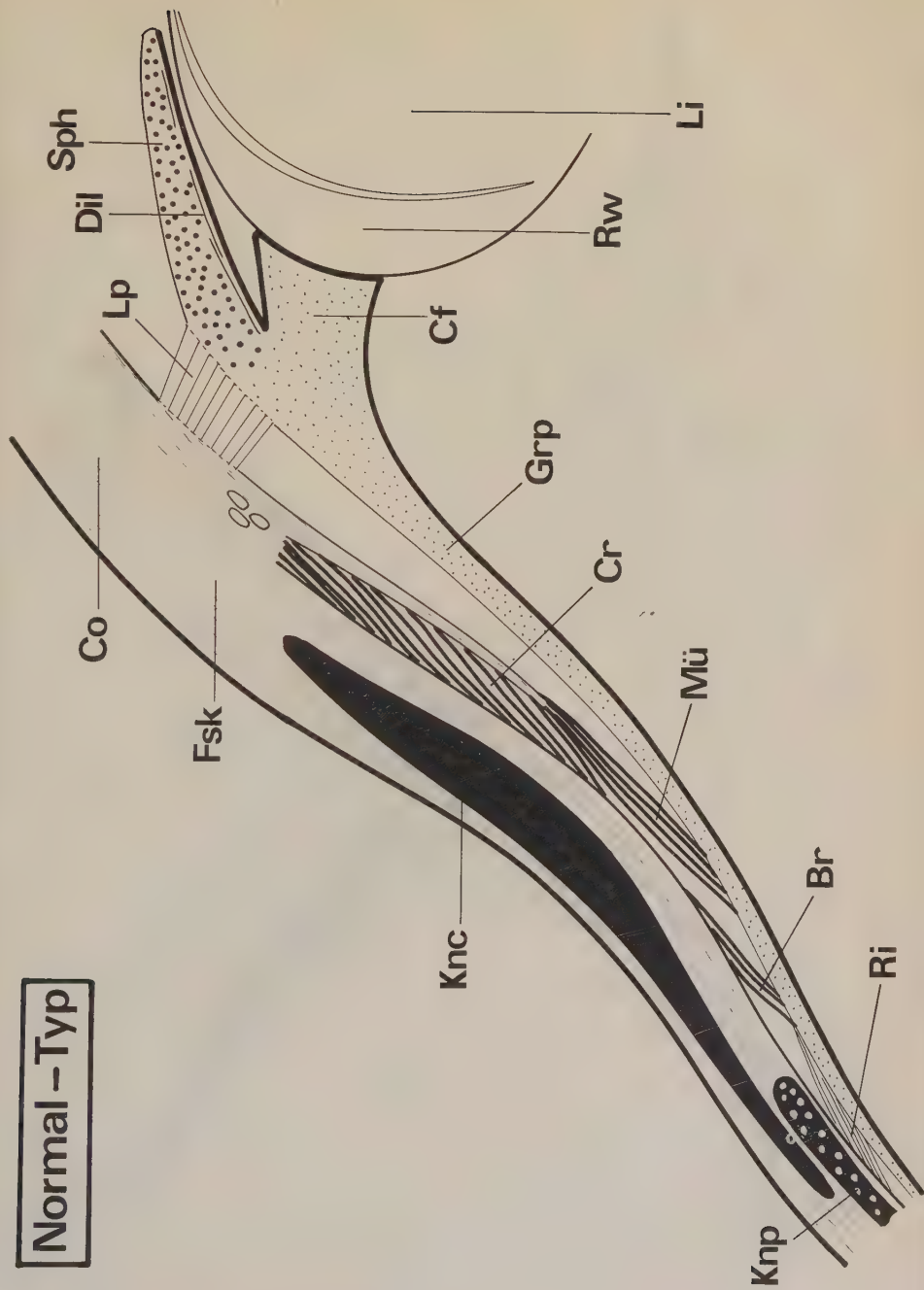
+++ Sehr stark
 ++ Stark
 + Schwach
 + Sehr schwach
 - Sehr unbedeutend

Die + und - Zeichen geben Hinweise auf die Muskelstärken:

Die Balken bezeichnen die Corneadicke und die Ringwulstbreite. Die Linsegrösse ist mit Kreisen dargestellt.

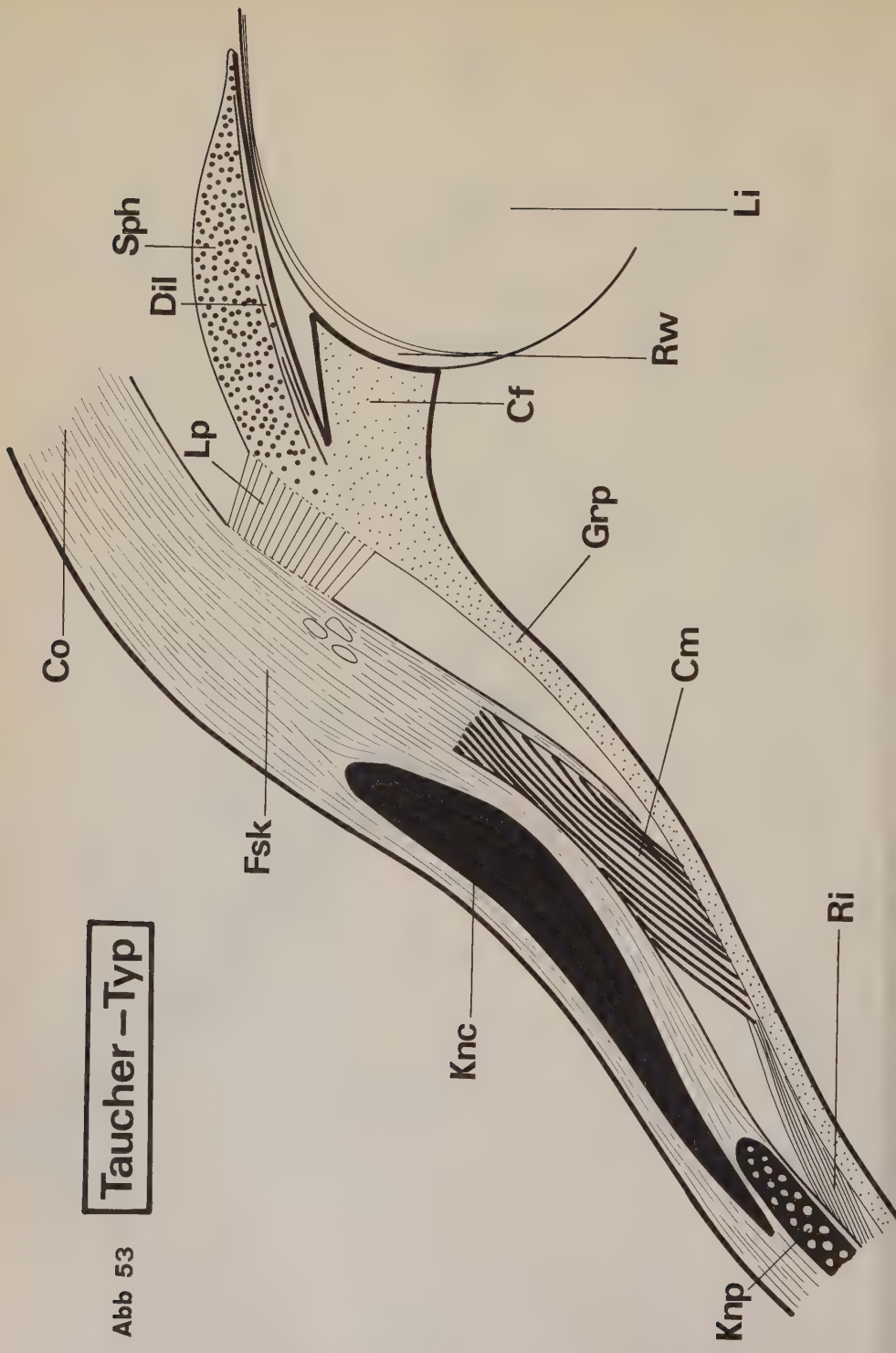
(Unter der Angabe Brücke+Müller versteht sich die Summe der beiden Muskelstärken)

Normal - Typ



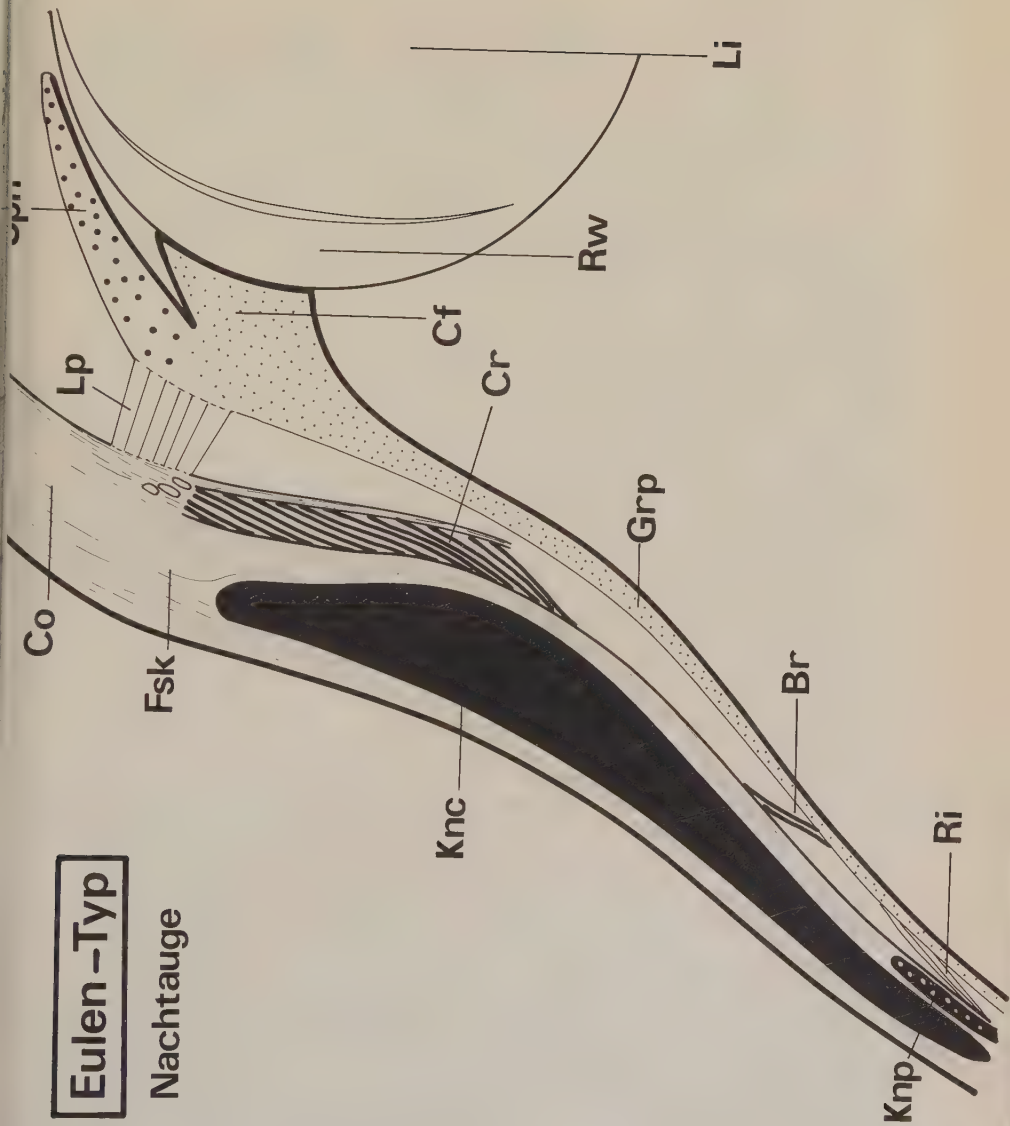
Taucher – Typ

Abb 53



Eulen - Typ

Nachtauge



c) Diskussion zur Morphologie des Ciliarkörpers und der Iris

1. Ciliarkörper

Die Beobachtungen von Leplat(1912) über Zahl und Anordnung der Ciliarmuskeln beim Huhn decken sich weitgehend mit den meinigen. Im Unterschied zu andern Autoren bestätigt er die Existenz eines Müllerschen Muskels. Er erkannte, dass dessen Fasern nicht wie der Brückesche Muskel an die Sklera ziehen, sondern, wie Leplat es nannte, an das Gewebe, das die innere Wand des Schlemmschen Kanals bildet und sich nach hinten verlängert. Dieses verlängerte Gewebe ist nichts anderes als die Cramptonfaszie. Inbezug auf den Artenvergleich bemerkt Leplat mit Recht, dass bei der Muskulatur Variationsmöglichkeiten bestünden, diese jedoch nie von einem gegebenen Schema abwichen.

Franz(1909) stellt fest, dass fast alle Differenzierungen, die das Vogelauge vor anderen Wirbeltieraugen auszeichnet, mit der Akkommodation im Zusammenhang stünden, und er erkannte, dass die Vögel neben der Linse auch mit der Cornea akkommodieren. Franz gehört zu jenen Autoren, die nur zwei Cm akzeptieren, eine Auffassung, an der er in all seinen Publikationen festhielt, und der ich widerspreche. In der hintern Ck-Partie sieht er einen Muskel, den er als Müllerschen Cm bezeichnet, der der Linsenakkommodation dienend, vorne an der Innenseite des Crampton sein Punctum fixum habe und nach hinten an die Grundplatte ziehe. Diese Angabe stimmt nicht mit den Tatsachen überein, denn der Müller ist definitionsgemäss nicht an der Innenseite des Crampton, sondern am Endstück seiner Faszie befestigt.

Franz(1913) spricht sodann von einem Muskel, den Brücke(1846) Musculus tensor chorioideae und Hess(1909) M.protractor corporis ciliaris nannten. Dieser Muskel wird im Schrifttum allgemein unter dem Namen Brückescher Cm geführt. Franz anerkennt keinen eigenständigen Müllerschen Cm.

Auch 1934 beharrt er auf dem Standpunkt, dass bei den meisten Arten nur zwei Ciliarmuskeln vorhanden seien und stimmt hierin mit Hess überein, obwohl, wie Franz selber festhielt, seit H.Müller(1857) und neuern Autoren, Leplat(1912), Ischreyt(1913), Slonaker(1918) und Rochon-Duvigneaud(1920) neben dem Crampton ein Brücke und ein Müller genannt wurden.

Eine gewisse Unsicherheit in der Beurteilung der Muskeln mag auch daher rühren, dass Müller offenbar den genauen Verlauf seines Muskels nicht richtig erfasst hat. Während er ihn von der Cramptonfaszie an die Sklera ziehen sieht, zeigen meine Präparate deutlich, dass er nicht an der Sklera, sondern an der Grundplatte inseriert.

Um diese hintern Cm bestehen in der Literatur Unklarheiten, da manchmal die eine Portion Brücke genannt wird, die andere Müller oder umgekehrt, oder dann werden sie als hintere und

vordere Portion des Brücke bezeichnet, so wie diejenigen Autoren es tun, die einen eigenständigen Müllerschen Teil ablehnen.

Dass Brücke seinen Cm ausgerechnet beim Uhu fand, muss einerseits kritisch gewertet werden, denn die Eulen haben bekanntlich eine reduzierte hintere Ciliarmuskulatur; andererseits ist bei den Tubusaugen die Ciliarzone sehr lang, was die Muskelübersichtlichkeit verbessert.

Der umstrittene Müllersche Muskel wird also von Franz und Hess als nicht existent abgelehnt. Erstaunlich ist nur, dass Franz dessen Vorhandensein gerade bei den Tagraubvögeln negiert, dem hauptsächlichlichen Material von Müller!

Rochon-Duvigneaud(1943) hat die Ciliarzonen einiger Vögel ausgemessen und dabei festgestellt, dass grosse und kleine Augen die gleichen Grössenverhältnisse aufweisen. Er habe den Müllerschen Muskel bei einigen Vögeln ebenfalls gefunden. Aber, so drückt er sich aus, es sei schwer zu sagen, welches die feste und welches die bewegliche Insertion darstelle. Weiter schränkt er ein, dass es keinen Müller in der Art des Crampton und des Brücke gäbe. Der ganze Apparat solle offenbar eine Verkürzung zwischen Corneabasis und hinterer Ciliarzone herbeiführen. Ueber die Ciliarmuskulatur allgemein schreibt Rochon-Duvigneaud: "Alle Vögel haben prinzipiell die gleiche Muskulatur. Die Unterschiede bei einigen Arten sind nur sekundär und beziehen sich nur auf die topographische Disposition." Die Tagraub- und andere Vögel mit gut entwickelten Augen hätten alle einen Müller (oder würden einen simulieren).

Diese Ergänzung in Klammer widerspiegelt doch eine gewisse Unsicherheit in der Muskelbeurteilung.

2. Iris

Franz trägt zur Iris nichts Neues bei. Er beruft sich hauptsächlich auf Autoren, die dieses Organ vor ihm studiert haben, Grynfeldt(1905), Zietschmann(1910) und Leplat(1912). Franz bestätigt die Querstreifung des Dilatators nicht.

Leplat betrachtet die Iris als ein "komplexes Organ mit speziellen Charakteren" und in den grossen Zügen mit einer Säugeriris vergleichbar. Die Säugeriris sei in der vordern Partie von Gefässen, die Vogeliris vom mächtigen, vom Ciliarbis an den Pupillenrand ziehenden Sphincter, dominiert.

Der Dilatator pupillae stand oft im Zentrum des Interesses; nie fand aber die Frage eine endgültige Antwort, ob dieser nun aus glatten oder quergestreiften Fasern bestünde. Leplat schildert ihn wie bei den Säugern, repräsentiert durch die sogenannte Bruchsche Membran. Von Pflugk(1906) hat als erster die Erkenntnisse bei den Säugern auf die Vögel übertragen. Dieser bezeichnete die äussere Lamelle der Pars iridiaca re-

tinae als Dilator, ohne eine Bruchsche Membran zu nennen. Die Bruchsche Membran setzt sich nach Leplat aus radiären, kontraktile Fibrillen von spezieller Natur zusammen, die aus dem vordern Augenblatt entstanden seien. Ihre muskuläre Art sei immer mehr anerkannt. Der Autor will sogar zeigen, dass die dicken, radiären Fasern (die er nicht mit der Bruchschen Membran identifiziert), der Akkommodation dienen (siehe Akkommodation).

Zietschmann(1910) untersuchte den Dilator ebenfalls: Grynfellt(1905) habe als erster den Dilator an Nachtraubvögeln entdeckt; dieser fand ausserhalb der Augenblätter radiäre, kontraktile Elemente mit "eigenartigen Querstreifungen", aber weniger ausgeprägt als bei der Skelettmuskulatur und deutete diese als Dilator. Zietschmann und andere verneinen aber jegliche Querstreifung. Er glaubt wie Leplat an das Vorhandensein einer Bruchschen Membran zwischen Stroma und Augenblätter und sieht in ihr den Dilator.

Andreae(1909) führt die Iris von Taube, Ente, Huhn und Truthuhn an und erwähnt bei allen eine deutliche, der Aussenlamelle des Irisepithels dicht aufgelagerte Fibrillenschicht.

Aufgrund meiner Beobachtungen an der Vogeliris kann ich die von Leplat, Grynfellt, Zietschmann, von Pflugk und Andreae gemachten Erklärungen über eine Bruchsche Membran oder ein ähnliches, ungestreiftes Gebilde nicht bestätigen. Sämtliche Autoren waren nicht in der Lage, über die Histogenese Angaben zu machen. Ich betrachte es als unwahrscheinlich, dass quergestreifte und glatte Muskelelemente im Irissystem kombiniert vorkommen sollten. Der Vergleich mit der Säugeriris hinkt insofern, als dort die gesamte Muskulatur glatt ist. Anhand der Hühnchenentwicklung konnte ich ausserdem feststellen, dass die Dilatorfasern auf dieselbe Art entstehen wie der Sphingter und sich einfach in der Peripherie durch Drehung um 90° etablieren.

Ich bin davon überzeugt, dass die Irisdilatation von radiären, oder auch schrägen, quergestreiften Fasern, die sich bei allen studierten Vogelarten finden liessen, übernommen wird und schliesse nicht aus, dass die peripheren an der Akkommodation beteiligt sind (Leplat) (siehe Akkommodation).

Die Auffassung, dass sich der echte Dilator aus glatten Faserelementen zusammensetze, hat sich in der Folge nicht durchgesetzt. So schreibt Velhagen(1958), dass die Iris über ein reiches, quergestreiftes Muskelsyncytium verfüge und ein "besonderer glatter Dilator wahrscheinlich nicht vorhanden sei".

Rochon-Duvigneaud(1943), Romanoff(1960) und auch Walls(1963) gehen nicht auf diese Probleme ein.

Leplat misst neben der Ciliarmuskulatur auch dem Ligamentum pectinatum iridis grosse Bedeutung zu. Dieses Element zeigte sich fast durchwegs zerrissen in meinen Schnitten, was eine

exakte Beurteilung verunmöglichte. Leplat betrachtet seine Fasern als elastisch.

Franz erklärt dieses Organ als für ihn nicht existent und schildert es als ein Abrissprodukt einer postmortalen Linsenschrumpfung. Er führt unter anderem den Steinkauz an. Ich selber halte es mit Leplat für sehr wichtig beim Ablauf der Akkommodation und bewerte es keineswegs als Abrissprodukt.

Noch ein Wort zu den Zonulafasern:

Lenhossék (1911) hat deren Entwicklung und Adultzustand studiert und kommt zum interessanten Schluss, dass die Linsenaufhängefasern ohne Mitwirken von Linse und Ciliarkörper entstehen, was ich nur bestätigen kann. Sie formieren sich aus dem embryonalen Glaskörperfilz und wachsen dann an der Linsenkapsel und am Ciliarkörperepithel fest.

B. FUNKTIONELLER TEIL

KAPITEL III AKKOMMODATION

Die Vorstellung über Ciliarkörper und Iris wird erst abgerundet, wenn man sich Gedanken über die Aufgaben der einzelnen Bestandteile macht. Dies soll nun im folgenden Kapitel, basierend auf dem morphologischen Vergleich, geschehen, indem versucht werden soll, das Funktionale aus dem Morphologischen zu verstehen.

Es erschien mir am zweckmässigsten, das Kapitel mit einem auf die Akkommodation bezogenen Vergleich zu eröffnen. Dabei erfahren die Strukturmerkmale der verschiedenen Gruppen und Untergruppen eine Interpretation, aus welcher der entsprechende Akkommodationsmodus hervorgehen soll.

In einem zweiten Teil werden die verschiedenen Akkommodations-theorien vorgestellt und aufgrund der bisher gewonnenen Ergebnisse kritisch gewürdigt.

Im weitem soll auf den Linsenringwulst eingegangen und versucht werden, eine Begründung für dessen in seiner Breite sehr variantenreiches Vorhandensein zu finden.

a) Auf Akkommodation bezogener Vergleich

Man weiss, dass den Vögeln im allgemeinen zwei Akkommodationsmittel zu Verfügung stehen: Linse und Cornea. Je nach Vogelart benutzen sie das eine oder das andere, oder auch beide zusammen.

Die einfachsten und am eindeutigsten interpretierbaren Verhältnisse bietet das Taucherauge an; es soll deshalb vorangestellt werden.

Wir haben gesehen, dass sich bei den Tauchern der Cm-Schwerpunkt unter Reduktion des Crampton nach hinten verlegt hat. Da der Crampton die Corneaakkommodation bewirkt, ist eine solche unmöglich geworden. Dass die Taucher zu keiner solchen Akkommodation befähigt sind, geht auch aus der Tatsache hervor, dass die Cornea zu dick und zu flach ist, um eine wirksame Krümmungsänderung mitzumachen; ausserdem wäre eine solche unter Wasser nach optischen Gesetzen sinnlos, weil sich beidseitig der Cornea ein Medium desselben Brechungsindex befindet, aussen Wasser und innen Kammerwasser (beide mit $n=1,33$).

Unter diesen Umständen ist die Linse gezwungen, die gesamte Akkommodation zu leisten. Für eine kraftvolle Linsenakkommodation sind alle anatomischen Voraussetzungen gegeben: Der die Linse zusammendrückende Irissphincter zeigt eine maximale Stärke, was besonders beim Pinguin zum Ausdruck kommt. Brücke/Müller sind ebenfalls sehr kräftig; wegen ihrer Anordnung können sie bei Kontraktion nur die Grundplatte nach vorne ziehen, eine Aktion, die nicht ohne weiteres zu verstehen ist, aber im Zusammenhang mit der synchron ablaufenden Sphincterkontraktion vernünftig scheint. Tritt jene ein, so rücken Irisperipherie und Ciliarfortsatzbasis nach innen und vielleicht sogar etwas nach vorn, sodass das Grundplattengewebe einem brüskten und beträchtlichen Zug ausgesetzt wäre. Eine solche Auffassung vertritt jedenfalls auch Leplat. Im selben Atemzug muss auch die beim Pinguin sehr faserreiche Ausführung des elastischen Ringbandes erwähnt werden, dem sicher die Funktion eines Antagonisten zu Brücke und Müller zugeordnet werden darf. Die Fasern des Ligamentum pectinatum scheinen oft dann zahlreich und besonders kräftig zu sein, wenn ein gewichtiger Sphincter vorhanden ist, sodass der Schluss, im Ligamentum den Sphincterantagonisten zu sehen, nahe liegt. Das Erkennen dieses Zusammenhangs wird allerdings durch die Tatsache erschwert, dass die Ligamentumfasern meistens zerrissen sind. Zusammenfassend erkennen wir beim prominentesten Vertreter der Taucher, dem Pinguin, eine sehr kräftige Ausbildung von Sphincter, (Ligamentum), Brücke und Müller und elastischem Ringband. Diese Elemente sind für die Linsenakkommodation verantwortlich.

Bei den Tauchern als Extrem gegenüber zu stellenden Eulen erlaubt die gewaltige Linse mit der spärlichen Irismuskulatur keine nennenswerte Akkommodationswirkung, sodass dafür nur die Cornea in Frage kommen kann, die sich wegen ihres maximal grossen Durchmessers und ihrer starken Wölbung auf perfekte Weise

anbietet.

Der Irismuskelschwund ist bestimmt eine Folge der Linsengrössenzunahme; um eine so grosse Linse zu komprimieren, wäre ein Sphincter von praktisch unerreichbarer Stärke vonnöten. Parallel zur spärlichen Irismuskulatur haben wir bei den Eulen einen reduzierten Brücke, die Abwesenheit eines Müllers und ein schwaches Ligamentum registriert, alles Kriterien, die im Gegensatz zur Tauchersituation stehen und gegen eine Linsenakkommodation sprechen. Hier übernimmt der kraftvolle, weit vorn ansetzende Crampton mit der dünnen Cornea die Akkommodation. Taucher und Eulen stellen also auch in ihrem Akkommodationsmodus Extreme dar, ganz wie es der morphologisch-anatomischen Bausituation entspricht.

Nachtvögel ohne Tubusaugen, vertreten durch Nachtschwalbe und Fettschwalm, ebenfalls mit sehr grosser Linse, schwacher Irismuskulatur und dünner Cornea, akkommodieren sicher ähnlich wie die Eulen vorwiegend mit der Cornea.

Eine Ausnahme scheint hier allerdings der Kiwi zu machen. Es darf angenommen werden, dass die extrem spärliche Cm bei diesem Vogel keine Corneaakkommodation bewirken kann, zumal die Cornea recht dick in Erscheinung tritt. Angesichts der eher schwachen Irismuskulatur ist zu vermuten, dass auch die Linsenakkommodation nicht besonders leistungsfähig ist. Die Vögel der Normalgruppe akkommodieren analog ihrer anatomischen Muskelverteilung; nach der Beurteilung des Muskelgleichgewichts kann man ohne weiteres sagen, ob ein Vogel vorwiegend mit der Linse oder der Cornea oder mit beidem akkommodiert. Diese Beurteilung stützt sich jedoch nicht auf absolute Muskelstärken, sondern immer auf die relativen, bezogen auf den Baucharakter des Auges: schwere, dickwandige Augen sind allgemein mit kräftigeren Muskeln ausgerüstet (Wasservögel u.a.) als leichte und dünnwandige (flinke Flieger). Ein mit wenigen Fasern ausgestatteter Crampton eines Mauerseglers zum Beispiel darf nicht zur Annahme verleiten, die Corneaakkommodation sei hier unbedeutend, denn man hat zu beachten, dass wenige Fasern vollauf genügen, die dünne und weite Cornea in ihrer Krümmung zu verändern.

Der morphologisch-anatomische Vergleich hat eine Inhomogenität der Normalgruppe bei der Muskelverteilung und bei Muskelstärken aufgezeigt. Auf die Akkommodation übertragen heisst dies, dass je nachdem eine Akkommodationsart bevorzugt wird. Aus der Tatsache, dass bei der Wasseramsel sämtliche innern Augenmuskeln sehr stark entwickelt sind, in Gemeinschaft einer sehr dünnen Cornea und einer "normal" grossen Linse, darf geschlossen werden, dass sowohl mit der Linse als auch mit der Cornea auf ausgeprägte Weise akkommodiert wird.

Diese Annahme wird insofern bestätigt, als sich die Wasseramsel in der freien Natur erwiesenermassen als tüchtiger Taucher und wendiger Flieger zugleich erweist.

Der Akkommodationsmodus der Tagraubvögel interpretiert sich so: Eine Konvergenz zwischen dem Kugelaugen der Tagraubvögel und

dem Tubusauge der Eulen bezieht sich nicht nur auf die äussere Form und die anatomischen Innenstrukturen, sondern parallel dazu auch auf die Akkommodationsart, indem die Cornea- über die Linsenakkommodation vorherrscht.

Die Begründung liegt darin, dass bei den Tagraubvögeln die Linse mächtig und der Sphincter und Brücke/Müller schwach sind (untergeordnete Linsenakkommodation), während der Crampton dominiert und die Cornea sehr weit und dünn ist (ausgeprägte Corneaakkommodation).

Die guten Flieger, zu denen ich Mauersegler, Waldschnepfe, Alpenstrandläufer und Taube gezählt habe, zeichnen sich, wie bereits bekannt, durch ein leichtgebautes Auge aus, was im Hinblick auf eine wünschenswerte Gewichtsersparnis durchaus vernünftig erscheint. Da ihre Muskeln allgemein gering entwickelt sind, können diese Vögel hinsichtlich des Akkommodationsmodus so beurteilt werden: Die grosse Linse und die spärliche Irismuskulatur lassen auf keine nennenswerte Linsenakkommodation schliessen, sodass angesichts der sehr dünnen Cornea die Corneaakkommodation überwiegt. Aus praktischen Gründen kann das nur logisch sein, denn die Cornea ist als gekrümmte Fläche optisch wesentlich wirksamer als die Linse, und schnelle Flieger sind auf ein besonders rasches Akkommodationsvermögen angewiesen.

Die eigentlichen Repräsentanten der Normalgruppe, deren Augen sich durch nichts Besonderes auszeichnen, und zu denen mangels deutlicher Unterscheidungsmerkmale auch die Schwimmvögel gerechnet werden müssen, akkommodieren aufgrund der regelmässigen Muskelverteilung mit Linse und Cornea, ohne dass das eine dem andern vorgezogen zu sein scheint.

b) Akkommodations-Theorien

In Anlehnung an den vorangegangenen Vergleich soll im folgenden zum Akkommodationsproblem generell Stellung bezogen werden. In einem ersten Teil möchte ich die von mir entwickelten Vorstellungen darlegen. In einem zweiten Abschnitt werden die Theorien, die von verschiedenen Autoren formuliert wurden, kritisch beleuchtet.

Die durch den breiten Vergleich erreichte Uebersicht der Topographie, wie der quantitativen Ausbildung der verschiedenen Augenstrukturen, lässt die Entscheidung zu, welche Anteile an der Akkommodation beteiligt sind und welche nicht.

Bei einem Normalgruppenvogel arbeiten zwei Wirkungssysteme zusammen:

Zum einen gehören der Irissphinkter, der periphere Teil des Dilators, das Ligamentum pectinatum iridis, die hintere Ciliarmuskulatur (Brücke und Müller) und das elastische Ringband. Diese Elemente sind an der Lin senakkommodation beteiligt.

Zum andern System gehören der Crampton und die Cornea.

Die Lin senakkommodation sehe ich wie folgt ablaufen:

Durch den Kontraktionsdruck des Sphinkters wird die weiche Linse, unmittelbar vor der Verwachungsstelle der Ciliarfortsätze an der Linsen kapsel, birnenförmig zusammengedrückt. Dabei wird eine verstärkte Krümmung vor allem der Linsen vorderfläche erreicht, was eine entsprechend stärkere Strahlenbrechung zur Folge hat. Damit die Sphinktermasse besser an der Linse angreifen kann und nicht an deren Vorderfläche abgleitet, treten kurz vorher die peripheren Dilatorfasern in Aktion und zerren die Sphinkterfasern nach aussen. Diese Dilatortätigkeit äussert sich in einer leichten, nachweisbaren Pupillenerweiterung unmittelbar vor der Pupillenverengung, die natürlich während einer Sphinkteraktivität eintritt und nichts mit der Lichtregulierung zu tun hat. Ein allfälliges Zurückweichen der Linse wird dabei durch den viskösen Glaskörper verhindert.

Die Sphinkterkontraktion bewirkt ein Nach-innen-rücken der gesamten Irisperipherie, wobei die elastischen Fasern des Ligamentum pectinatum iridis gespannt werden. Erschlafft der Sphinkter, ziehen diese Fasern die Iris wieder in die Ausgangsposition zurück; das Ligamentum spielt also die Rolle eines Antagonisten zum Irissphinkter.

Weniger klar sind nach meiner Auffassung die Aufgaben des Müllerschen und des Brückeschen Cm. Ob sie bei der Linsen- oder der Corneaakkommodation eine Rolle spielen, kann leicht entschieden werden, da sie besonders bei den Tauchern mit ausgeprägter Lin senakkommodation sehr stark entwickelt sind. Als Folge der Aktivität des gerade bei den Tauchern sehr kraftvollen Sphinkters muss im Gebiet der Basen von Iris und

Ciliarfalten mit erheblichen Gewebeverschiebungen gerechnet werden und zwar nach innen und vielleicht sogar leicht nach vorn. Um diese Bewegungen zu ermöglichen, muss die Grundplatte vorbewegt werden, was offenbar von der hintern Cm besorgt wird, die aufgrund ihrer Anordnung ohne weiteres dazu befähigt ist. Diese Auffassung wird auch von Leplat geteilt. Den Antagonisten finden wir in Form des elastischen Ringbandes, das die Grundplatte wieder in die Normallage zurückzieht.

Diese Theorie wird durch die Tatsache erhärtet, dass ein direktes Stärkeverhältnis zwischen Sphincter und Brücke/Müller besteht.

Die Corneaakkommodation geht auf die Wirkung eines einzigen Muskels, des Crampton, zurück. Während seiner Kontraktion wird die mit der Cramptonsehne verwachsene, innere Cornealamelle nach hinten gezogen und damit die Corneakrümmung verstärkt (stärkere Strahlenbrechung).

Ein spezieller Antagonist zum Crampton ist nicht erforderlich, denn wegen des auf die Cornea wirkenden Augendruckes nimmt diese nach Erschlaffung des Crampton wieder die Ausgangslage ein.

Andere Akkommodations-Theorien

1. Theorie von Franz (1909)

Nach Franz werden die an der Linse festgewachsenen Ciliarfortsätze durch die Kontraktion des Müllerschen Cm gestaut und üben auf diese Weise einen seitlichen Druck auf die Linse aus. Nach diesem Autor wirken also ausschliesslich die Ciliarfortsätze komprimierend auf die Linse.

Franz anerkennt eine Corneaakkommodation. In einer Fussnote fügte er zudem bei, dass diese aus den morphologischen Tatsachen gezogenen Schlüsse durch gleichzeitige und unabhängige physiologische Experimente von Hess bestätigt worden seien.

2. Theorie von Hess (1909)

Die von Franz angeführte Bestätigung hat Hess aber nicht gegeben. Dieser hat vielmehr experimentell nachgewiesen, dass die Druckwirkung auf die Linse durch den Irissphincter zustande kommt, während Franz dem Sphincter keine akkommodative Bedeutung zumisst.

Uneinigkeit zwischen den beiden Autoren herrscht ebenso bei der Rolle des Crampton, da nur Franz den Vögeln eine Corneaakkommodation zugesteht. Hess dagegen sieht im Crampton einen Spanner der Ligamentum-Fasern, also einen Antagonisten zum Irissphincter; zusätzlich hätte er die Aufgabe, die Iris-

wurzel an Ort und Stelle zu fixieren. Uebereinstimmung besteht lediglich in der Beurteilung der hintern Ciliarmuskulatur, des Brücke, der bei Kontraktion den hintern Teil des Ciliarkörpers vorbewegt, und den Hess treffend Protractor corporis ciliaris nennt.

3. Theorie von Leplat (1912)

Leplat vertritt teilweise eine ähnliche Auffassung wie Hess. Müller und Brücke ziehen die Grundplatte nach vorn, damit die an der Linse befestigten Ciliarfortsätze während des Linsendruckes der Iris die Bewegung nach innen mitmachen und zusätzlich den Druck unterstützen. Der Crampton bewirkt nach ihm eine Corneaakkommodation.

Interessante Bemerkungen machte Leplat über den Dilatator pupillae: Die radiären, quergestreiften Fasern dienen nach ihm ebenfalls der Akkommodation, indem sie sich kurz vor der Sphincteraktion kontrahieren, sodass der Sphincter besser an der Linse angreifen kann. Für die Pupillendilatation macht er allein die Bruchsche Membran verantwortlich.

4. Theorie von Slonaker (1920)

Er äussert eine völlig andere Ansicht. Nach seiner Theorie bewirken die Ciliarmuskeln eine Verkleinerung des Augendurchmessers, wodurch der intraokulare Druck steigt und die Linse nach vorn geschoben wird, wie beim Fokussieren einer Kamera.

Diese Theorie hat sich am wenigsten durchgesetzt; Franz (1934) und Rochon-Duvigneaud (1943) gehen gar nicht auf sie ein. Sie wird allerdings unterstützt von Romanoff (1960).

Rochon-Duvigneaud, der keine Akkommodationstheorie formuliert hat, meint, dass der Müllersche Cm eine Verkürzung zwischen Corneabasis und hinterer Ciliarzone herbeiführe und ein Antagonist zum Sphincter sei.

Brücke anerkennt eine Corneaakkommodation, äussert aber die Ansicht, dass die von ihm gefundenen Ciliarmuskelportionen (M.tensor chorioideae anterior und posterior) eine Wirkung auf Linse und Chorioidea ausüben.

Diskussion der Akkommodations-Theorien

Wie die Schilderung der verschiedenen Theorien zeigt, weichen die Auffassungen teilweise beträchtlich von der meinigen ab. Den bestechendsten Nachweis, dass der Irissphincter die Linse deformiert, hat ohne Zweifel Hess mit seinem allerdings nur wenig beachteten Nikotinexperiment geführt. Er brachte einige Tropfen einer 1%-igen Nikotininlösung auf die Cornea eines frisch getöteten Kormorans und registrierte kurz danach eine heftige Sphinkterkontraktion.

Histologische Schnitte dieses in Kontraktion befindlichen Muskels demonstrieren klar, dass vor allem die periphere Partie des Sphincters die Linse birnenförmig zusammendrückt, wobei die Ligamentum-Fasern beträchtlich gedehnt werden.

Nichts ausgesagt hat Hess allerdings über die Reaktion der beim Kormoran gut entwickelten hintern Ciliarmuskulatur.

Eine mehr oder weniger intensive Sphinkterkontraktion kann leicht beobachtet werden, wenn man einem Vogel einen ihn interessierenden Gegenstand vor ein Auge bringt. Blickt das Tier dann wieder in die Ferne, so öffnet sich die Pupille um den gleichen Betrag. Die stark verbreitete Ansicht von Franz, dass die gestauchten Ciliarfortsätze auf die Linse drücken, dürfte damit eigentlich als widerlegt gelten. Ebenso widersprochen wird auch Leplat und Walls(1963), die den Sphinkterdruck auf die Linse wohl anerkennen, aber an eine Mithilfe der Fortsätze glauben. Ich bin überzeugt, dass die Fortsätze während der Akkommodationsbewegung nur passiv mitgezogen werden. Ein so weiches und blutgefäßreiches Gebilde ist schon aus mechanischen Gründen kaum in der Lage, den erforderlichen Druck auszuüben.

Mit Hess und Leplat stimme ich darin überein, dass die hintere Cm die Grundplatte nach vorne schiebt, damit die Iris- und die Ciliarfortsatzperipherien während der Linsenakkommodation ungehindert nach innen rücken können.

Eine eigenartige Funktionsweise misst Hess dem Crampton zu. Nach ihm spannt dieser Ciliarmuskel das Ligamentum pectinatum und wirkt so als Antagonist zum Sphinkter. Eine derartige Interpretation ist mir unverständlich, da anlässlich seines Nikotinexperiments das Ligamentum deutlich gespannt wurde, obwohl beim Kormoran kaum ein Crampton vorhanden ist; das heisst doch wohl, dass nicht der Crampton, sondern ein anderer Muskel das Ligamentum spannt. Dabei kommt aus mechanischen Gründen nur der Sphinkter in Frage.

Leplat sieht im Ligamentum einen Sphinkterantagonisten.

Franz, Leplat und auch Walls sind, wie mir scheint zu Recht, davon überzeugt, dass der Crampton eine Krümmungsänderung der Cornea verursacht.

Meiner Meinung nach vertreten auch Berndt-Meise(1959) eine zum Teil irrige Auffassung von der Cramptonfunktion, wenn sie

schreiben, dass dieser Muskel die Naheinstellung unterstütze, indem er den Ciliarkörper mit vorbewege. Richtig finde ich ihre Bemerkung, dass bei vielen Vögeln der innere Cornearand durch den Crampton zurückgezogen werden könne, zwecks einer verstärkten Corneawölbung, was besonders bei Vögeln mit dünner Cornea, wie Eulen und Nachtschwalben, vorkäme.

Der Theorie von Slonaker kann ich gesamthaft kein Verständnis entgegenbringen. Eine akkommodative Linsenverschiebung, wie sie bei Fischen und Amphibien üblich ist, und wo sie aber mit Linsenmuskeln bewerkstelligt wird, kann kaum so präzise und leistungsfähig genug sein, um den hohen Vogelansprüchen zu genügen.

Die Ansicht von Rochon-Duvigneaud, wonach der Müllersche C_m ein Sphincterantagonist sei, steht der meinigen diametral gegenüber, denn nach meiner Ueberzeugung arbeiten diese Muskeln miteinander.

Die Auffassung von Brücke, wonach der von ihm gefundene Muskel auf Linse und Cornea wirke, hat sich nicht durchgesetzt. Von einer Wirkung auf die Linse kann ohnehin keine Rede sein, und der erwähnte Zug auf die Chorioidea wird durch das elastische Ringband verhindert. Erst Hess stellte die Muskelwirkung ins richtige Licht, indem er den beiden Tensoren den ihrer Funktion gerecht werdenden Namen Protractor corporis ciliaris gab.

Tansley (1965) bescheinigt der Wasseramsel einen enormen Akkommodationsbereich von 48 Dptr. (Kormoran 40-50 Dptr.). Sie führt weiter aus, dass die kräftige Iris Muskulatur vermuten lasse, dass auch die Iris eine Rolle bei der Linsendeformation spielen könnte!

Diese vage Anspielung ist bezeichnend für die Tatsache, dass sich die gut untermauerte Theorie von der Linsendeformation durch den Irissphincter nie richtig durchgesetzt hat.

Einer genauen Beleuchtung wert sind die Formulierungen von Leplat über den Dilator im allgemeinen und dessen Beteiligung am Akkommodationsvorgang im speziellen.

Nach Leplat existieren zwei Dilatoren, ein quergestreifter und die Bruchsche Membran, wobei der quergestreifte, radiäre Anteil die Akkommodation unterstütze. Tatsächlich beobachtet man nach dem Einspritzen einer den Sphincter zur Kontraktion bringenden Substanz (Nikotin, Pilocarpin) in die vordere Augenkammer eines frisch getöteten Vogels zuerst eine geringfügige Pupillenerweiterung, gefolgt von einer Pupillenverengung. Verantwortlich für die Erweiterung sind zweifellos periphere Dilatorfasern. Ich konnte nirgends eine Bruchsche Membran finden.

Nach meinem Dafürhalten wird die Dilatation während der Lichtadaptation ebenfalls von quergestreiften, radiären oder schrägen, bis in die Pupillenzone führenden Dilatatorfasern besorgt. Solche Fasern fanden sich jedenfalls bei fast sämtlichen Vogelarten; nur in Augen mit spärlicher Irismuskulatur schienen sie manchmal zu fehlen, waren aber wahrscheinlich ob der Faserarmut nur nicht sichtbar. Immerhin stellte man fest: Je kräftiger der Sphincter, desto zahlreicher die Dilatatorfasern.

In diesem Zusammenhang darf folgende Beobachtung zur Frage der Adaptation beigelegt werden: Wie eigene Lichtversuche in einem dunklen Raum mit einer nahe vor die Augen einer Taube und eines Huhns gehaltenen Taschenlampe bewiesen, ist das Pupillenspiel einer Vogelpersone erstaunlich träge.

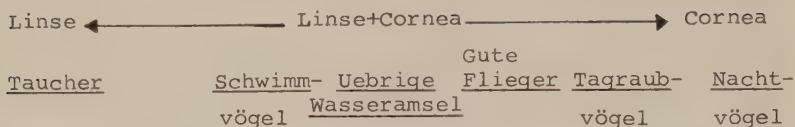
Walls und Tansley geben für diese unerwartete Pupillenträgheit folgende Erklärung: Die Vögel verfügen über eine rasch funktionierende Pigmentwanderung in der Retina, die wahrscheinlich sogar weitgehend allein für die Adaptation verantwortlich ist, während der Pupillenbewegung nur sekundäre Bedeutung zukommt.

Damit, dass ein Retinaadaptationsmechanismus nachgewiesen werden konnte, wird nun klar, dass die Bedeutung der Pupillenadaptation in den Hintergrund rückt, und es wird zudem verständlich, dass die Dilatatorfasern nur in geringer Anzahl vorhanden sein müssen. Dass nicht alle Sphincterfasern an der Akkommodation teilnehmen, scheint ohnehin eine Notwendigkeit zu sein, denn Akkommodation und Adaptation müssen unabhängig voneinander ablaufen können.

Entsprechend der geringen Dilatatorfaserzahl, die notwendig ist, um die Pupille zu öffnen, dürften auch für deren Schluss nur wenige Sphincterfasern genügen.

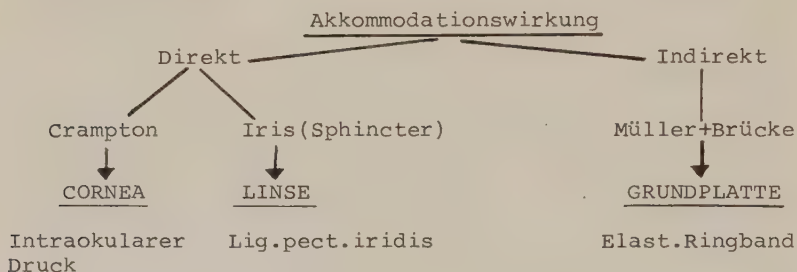
Einen Hinweis darauf, dass der Akkommodation und der Adaptation getrennte Systeme dienen, und die Adaptationseinrichtung viel bescheidener entwickelt ist, liefert uns die Venezuela-Amazone. Ihr Präparat zeigt eine normal dicke periphere Partie, während die pupilläre äusserst dünn ist. Dies bedeutet, dass die Sphincterfasern peripher zahlreich (Akkommodation) und pupillär sehr spärlich sind (Adaptation).

Fig.5. Akkommodations-Modi



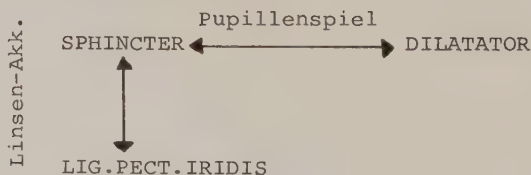
Die Darstellung stützt sich auf das Vergleichs-Schema (Fig.3), wobei hier die Wasserramsel als Einzelvogel und sehr ausgeprägter intermediärer Akkommodationstyp innerhalb der Normalgruppe abgesondert wurde.

Fig.6. Muskelwirkungen und entsprechende Antagonismen



Die Pfeile zeigen an, worauf welche Muskeln eine Wirkung ausüben. Die Wirkungen des Crampton und der Iris sind direkt, indem sie unmittelbar die Krümmung oder Wölbung brechender Medien verändern. Durch das Vorwärtsziehen der Grundplatte unterstützen Müller und Brücke lediglich indirekt die Sphinteraktion und somit die Linsen-Akkommodation. Zuunterst werden die jeweiligen Antagonisten aufgeführt.

Fig.7. Funktions-Schema der Iris



Das Schema stellt die Muskelaktionen innerhalb der Iris mit den dazugehörigen Antagonismen dar.

c) Ringwulst-Problem

Der Ringwulst(R) ist eine eigenartige, in ihrer Bedeutung immer noch ungeklärte äquatoriale Verdickung des Linsenepithels. Er fällt besonders durch seine bei den verschiedenen Vogelarten unterschiedliche Breite auf.

Gerade diese Variabilität wird, wie noch gezeigt werden soll, eine Reihe von Argumenten für die Beurteilung der Bedeutung dieser Struktur liefern.

Nach Walls und Tansley ist der R optisch wertlos; seine Fasern verlaufen dort quer, und zudem sind Randstrahlen einer Linse jeweils optischen Fehlern unterworfen. Nach Hess steht der R wahrscheinlich im Dienste der Akkommodation, indem ein möglichst breiter R den Kontraktionsdruck des Irissphincters besser auf die Linse übertrage. Rabl sah einen Zusammenhang zwischen einem breiten R und hoher Fluggeschwindigkeit eines Vogels und hat dazu eine Reihe von Ringwulstquotienten berechnet.

Rabl suchte ein Mass für die relative Ringwulstgrösse. Zu diesem Zweck bildete er den Quotienten aus der Ringwulstbreite R und dem totalen Linsendurchmesser d. Um ganze Zahlen zu erhalten, multiplizierte er mit dem Faktor 100, wobei sich eine Streuung der Werte von 1-23 ergab.

$$Q = \frac{R}{d} 100$$

Rabl hat somit richtig erkannt, dass der R nicht isoliert betrachtet werden kann, da er als Teil der Linse an deren Funktionieren mitbeteiligt ist.

Die Begründung von Hess, wonach der R für die Linsenakkommodation wesentlich sein könnte, wird durch die Strukturverhältnisse bei den Tauchern, aber auch bei andern Vögeln, widerlegt. Gerade die Taucher mit den muskelkräftigsten Irissphinctern haben einen sehr schmalen R. Ein breiter R dürfte demnach nicht der Druckübertragung dienen.

Rabl beurteilte die Sachlage richtiger, wenn er auf einen Zusammenhang zwischen R und Fluggeschwindigkeit aufmerksam macht.

Tabelle Ringwulst-Quotienten

Königspinguin	0,8		Wellensittich	10,6	R
Haubentaucher	1,7		Wespenbussard	11,0	F
Kiwi	1,7		Mäusebussard	11,3	
Fettschwalm	2,6		Alpenstrandläufer	12,0	
Strauss	2,8	F	Halsbandsittich	12,3	R
Waldohreule	3,9	R	Star	12,5	F
Hoatzin	4,0		Rabenkrähe	12,7	R(F12,8)
Trottellumme	4,6	F	Gimpel	12,8	R
Eulenschwalm	5,0	F	Steinadler	12,9	F
Gans	5,1	R	Saatkrähe	13,3	F
Stockente	6,0	R	Bachstelze	13,5	F
Nachtschwalbe	6,4		Eichelhäher	13,6	R
Waldschnepfe	6,7		Baumfalke	14,0	F
Venezuela-Am.	7,0		Taube	14,2	
Waldkauz	7,0		Feldammer	14,5	R
Kiebitz	7,3	F	Stieglitz	14,5	R
Wasseramsel	7,5		Habicht	15,3	R
Seeadler	8,1	F	Buchfink	15,3	R
Pfau	8,2	F	Teichhuhn	15,9	F
Goldfasan	8,3		Wendehals	16,2	F
Steinkauz	8,6	R	Rauchschwalbe	16,9	R
Birkhuhn	9,0	R	Mehlschwalbe	19,1	R
Uhu	9,1	F	Uferschwalbe	19,2	R
Gänsegeier	9,3	F	Feldlerche	19,8	R(F20,8)
Truthuhn	9,4		Dreizehenmöve	20,2	F
Haushuhn	9,7	R(10,2)	Mauersegler	22,8	R(23,6)
Lachmöve	10,4		(Schlangenhabicht)	23,1	F

Nach Franz mit sehr schmalem R:

Rothalstaucher
Hühnergans
Flamingo
Fischreiher

Bemerkungen zur Tabelle

Die Werte stützen sich auf Ringwulstmessungen von drei verschiedenen Autoren, wobei Franz selber keine Quotienten berechnete.

Die Vögel der eigenen Sammlung konnten nur herangezogen werden, sofern die Augen ihre Endgrösse erreicht hatten und deren Linsen nicht beschädigt waren.

R = Rabl(1900)

F = Franz(1909)

Betrachtet man die Quotiententabelle in einem ersten Ueberblick, so wird ersichtlich, dass sich zwei Taucher zuunterst, die Schwalben/Segler, die Feldlerche, die Dreizehenmöve und ein Schlangenhabicht zuoberst einstufen. Recht hoch liegen auch die Singvögel, der Steinadler, die Taube, der Habicht, das Teichhuhn und der Wendehals (12,5-16,2). Im mittleren Bereich halten sich die Hühnervögel, die Sittiche, die Bussarde, der Seeadler, die beiden Eulen Steinkauz und Uhu, der Gänsegeier, die Lachmöve und der Alpenstrandläufer auf (8,1-12,3). Darunter schliessen viele Nacht- und Dämmerungsvögel, Wasservögel, der Strauss, der Hoatzin und der Kiebitz an (1,7-7,5).

Von Interesse ist auch die Tatsache, dass die Quotientenwerte der Vertreter gewisser systematischer Gruppen, wie der Eulen, Limicolae-Lari und Tagraubvögel, recht stark auseinander liegen können.

Die Zahlenreihenfolge bestätigt die Rabl'sche Feststellung durchaus, dass im allgemeinen die schnellen Flieger breite R vorweisen. Dabei scheint es aber nicht nur einfach um die Fluggeschwindigkeit zu gehen, sondern auch um die Wendigkeit. So gelten wohl die Singvögel mit ihren hohen Werten nicht als schnelle, aber als sehr wendige Vögel.

Darüber hinaus können jedoch weitere Schlüsse gezogen werden. Die von Rabl, Franz und mir ausgeführten Messungen bestätigen, dass Linsen mit breitem R allgemein sehr gross sind, während kleinen Linsen ein eher schmaler R zugeordnet ist. Eine Ausnahme machen die Nachtvögel mit riesiger Linse und schmalem R.

Wir wissen von früher, dass grosse Linsen immer von weiten und dünnen Corneae begleitet sind, das heisst also, dass Vögel mit breitem R zugleich eine Cornea haben, die sehr dünn ist und die einen sehr grossen Durchmesser aufweist. Diese Tatbestände möchte ich nun dahingehend interpretieren, dass ein breiter R nichts zu tun hat mit der Linsen-, sondern vielmehr mit der Cornea-Akkommodation.

Schnelle und gewandte Flieger benötigen eine besonders rasch wirksame Akkommodation, und nach optischen Erkenntnissen ist die Strahlenbrechung an der Cornea grösser als an der Linse. Im Kernpunkt meiner Gedankengänge steht folglich die Cornea; sie ist bei schnellen und flinken Vögeln weit und dünn, damit ihre Krümmungsänderung erleichtert wird. Die damit gekoppelte, mächtige Linse ist demnach nur ein Nebenprodukt, das sich insofern als unerwünscht erweist, als jetzt zuviel Licht ins Auge eintreten kann. Da die Iris primär für die Linsen-deformation (Linsenakkommodation) arbeitet, kommt sie für eine genügende Lichtregulation nicht in Frage (siehe Adaptation). Es muss deshalb noch nach einer andern Blende gesucht werden, und das ist nach meiner Auffassung der lichtundurchlässige R.

Ein breiter R vermindert ausserdem die Linsenfehler, indem die Randstrahlen ausgeschaltet werden, und er erhöht gleich-

zeitig die Tiefenschärfe.

Die Nacht- und Dämmerungsvögel liefern uns nun ein willkommenes Argument, dass der R als Blende fungiert; die entsprechenden Vogelarten besitzen einen für ihre Überdurchschnittlichen Linsengrössen schmalen R. Diese Feststellung geht aus der Tabelle einwandfrei hervor und lässt sich wie folgt begründen:

Die Nacht- und Dämmerungsvögel haben einen grössern Lichtbedarf als Tagesvögel, und um diesen zu gewährleisten, einen schmälern R. Dies betrifft nicht nur die ohnehin schon lichtstarken Eulenaugen, sondern auch den Dämmerungsvogel Waldschneffe ($Q=6,7$), die sich weit von ihrem Artgenossen Alpenstrandläufer ($Q=12,0$), der ein typischer Tagvogel ist, absetzt. Der erstaunlich schmale R der Venezuela-Amazone ($Q=7,0$) findet eine ähnliche Erklärung: Er hält sich vorwiegend im düstern Blätterwald auf, sodass seine Linse eine grössere Lichtstärke fordert.

Extrem schmale R zeigen die strikten Nachtvögel Kiwi ($Q=1,7$) und Fettschwalm ($Q=2,6$).

Vögel, mit teilweiser oder ausschliesslicher Linsenakkommodation und damit eher kleiner Linse, können sich, um einen starken Lichtverlust zu vermeiden, keinen breiten R leisten.

So scheinen gewisse Wasservögel eher schmale R zu haben, Gans ($Q=5,1$), Stockente ($Q=6,0$) und die Hühnergans, deren R von Franz als sehr schmal bezeichnet wird. Die tüchtigen Flieger unter ihnen können jedoch beträchtlich höher eingestuft werden, Lachmöve ($Q=10,4$) und Dreizehnmöve ($Q=20,2$). Der hohe Wert des Teichhuhns ($Q=15,9$) ist allerdings erstaunlich.

Die Taucher mit ihren kleinen Linsen und somit lichtschwachen Augen sind auf das einfallende Licht, das zudem in grössern Tiefen recht spärlich sein kann, vollumfänglich angewiesen und verzichten daher weitgehend auf die Ausbildung eines Ringwulstes; Pinguin ($Q=0,8$) flugunfähig, Haubentaucher ($Q=1,7$) selten fliegend und Trottellumme ($Q=4,6$).

Auch der R des Rothalstauchers wird von Franz als sehr schmal angeführt.

Die Wasseramsel ($Q=7,5$) weist einen relativ schmalen R auf und demonstriert damit ihre Adaptation an Unterwasserverhältnisse.

Einige Quotienten-Werte der Tagraubvögel sind geeignet, den Zusammenhang zwischen Ringwulst und Flugqualitäten offensichtlich zu machen. So zeigt der langsame Aasvogel Gänsegeier ($Q=9,3$) einen recht kleinen Wert. Die nicht sehr fluggewandten Bussarde, Mäusebussard ($Q=11,0$) und Wespenbussard ($Q=11,3$) liegen nur wenig höher. Die schnellen Luftjäger Baumfalken ($Q=14,0$) und Habicht ($Q=15,3$) sind jedoch wesentlich höher eingestuft.

Nicht ganz ins Bild passt allerdings der Seeadler mit einem Wert von nur $Q=8,1$. Einen erstaunlichen Spitzenwert finden wir hingegen bei einem Schlangenhabicht (*Spilornis melanotis*) ($Q=23,1$) vor.

Die R des Flamingos und des Fischreiher hat Franz nicht gemessen, aber als sehr schmal bezeichnet. Beide Vögel gelten weder als schnell noch wendig und ordnen sich somit gut in den Rahmen. (Der Fischreiher ist ein typischer Pirschjäger).

Auch der flugunfähige Strauss ($Q=2,8$) unterstreicht mit seinem geringen Wert die Beziehung zwischen Ringwulst und Flugfähigkeit.

Zusammenfassung

Für Vögel, die in erster Linie mit der zu diesem Zweck weiten Cornea akkomodieren, ist der Ringwulst eine feste Blende, die einen allzu starken Lichteintritt durch die grosse Linse verhindert. Zugleich hilft der Ringwulst Linsenfehler ausmerzen und die Tiefenschärfe erhöhen.

Schnelle oder wendige Vögel (vorwiegend Corneaakkommodation) haben breitere Ringwülste als langsamere oder nicht fliegende (vorwiegend Linsenakkommodation). Nacht- und Dämmerungsvögel halten im allgemeinen ihren Ringwulst schmal, da sie auf das spärlich vorhandene Licht angewiesen sind.

Alles in allem wird die Auffassung von Hess, wonach ein breiter Ringwulst zur bessern Druckübertragung des Irissphincters auf die Linse diene, widerlegt.

C. ALLGEMEINER TEIL

KAPITEL IV SCHLUSSBETRACHTUNGEN

Ueber Entwicklung, Vergleich und Akkommodation hinaus möchte ich zur Abrundung und Vervollständigung des Bildes das bisher Erfasste noch in einen allgemeineren Rahmen stellen und auf verschiedene Probleme hinweisen, die bei der Augenbildung bewältigt werden mussten. Dabei stütze ich mich teilweise auf Aussagen moderner Autoren physiologischer Richtung, Walls(1963) und Tansley(1965).

Bei den Vögeln finden sich Vertreter aller drei Gruppen: Reine Tagvögel, rein nächtlich aktive Formen und auch Tag-Nachttypen.

Im Unterschied zu vielen Säugern, aber auch gewissen niedern Wirbeltieren, haben die Vögel, ob tag- oder nachtaktiv, ganz besonders leistungsfähige Augen. Dass bei den Vögeln das Auge wichtigstes Sinnesorgan ist, zeigt schon seine Grösse an. Wie aber werden bei ihnen die Probleme Sehfeld, Sehschärfe und Lichtstärke gelöst, und welche Vögel verfügen über maximale Leistungsstrukturen?

1. Probleme beim Tag- und Nachtsehen

Das Verhalten bei Licht teilen Walls und Tansley bei den Wirbeltieren in drei Gruppen ein:

a) Tag-Wirbeltiere

Die Augen sind sehr sehscharf, aber relativ unempfindlich, daher untauglich in düsterem Licht und bei Nacht. Die Retina besteht vorwiegend aus Zapfen.

b) Nacht-Wirbeltiere

Sie haben entweder grosse, gut entwickelte Nachtaugen (Tubusform für Eulen und für einige Tiefseefische), oder dann kleine, reduzierte Augen für Tiere in lichtlosen Zonen (Maulwurf). Die Retina besteht aus Stäbchen (reine Nachttiere) oder wird dominiert davon (Eulen). Entsprechend erweist sich die Empfindlichkeit. Nachttiere, die sich am Tage gerne sonnen, meistens Reptilien, benötigen einen wirksamen Schutz ihrer hochempfindlichen Stäbchenretina in Form der gut schliessbaren, sehr aktiven, vertikalen Spaltpupillen. Vögel sind aber nie mit Spaltpupillen versehen.

c) 24 Stunden-Wirbeltiere

Die Retina ist je nach Bedarf gemischt mit Zapfen und Stäbchen. Solche Tiere sind oft mit einem sogenannten Tapetum ausgerüstet, das eine reflektierende Schicht hinter den Sehzellen darstellt und die Lichtempfindlichkeit erhöht (zum Beispiel Katzen).

Die Tagvögel benötigen eine hohe Sehschärfe, während bei den Nachtvögeln der Akzent auf der Lichtempfindlichkeit liegt. Hohe Sehschärfe wird erreicht über ein möglichst grosses Bild, da nach Tansley der Sehzellendurchmesser bei allen Vögeln ungefähr derselbe ist. Ein grosses Bild wiederum ist nur bei einem absolut grossen Auge möglich. Hohe Sehschärfe besteht also dann, wenn in einem möglichst grossen Auge möglichst viele Sehzellen bei einem Bildeindruck gereizt und wenn möglichst viele Impulse ins Gehirn geleitet werden.

Grosse Bilder entstehen bei den höhern Wirbeltieren, indem der Glaskörperraum stark erweitert wird, was zu einem grossen Abstand Linse-Retina führte. Damit jetzt ein Gegenstand noch abgebildet werden kann, musste die Linse ihre Kugelform aufgeben (Fische, Amphibien) und abgeflacht werden (Sauropsiden, Säuger). Dabei entstanden die zwei Tag-Augentypen: Flach- und Kugelaugen.

Flachaugen gewährleisten ihrer abgeflachten Form entsprechend (Achsendurchmesser kleiner als Äquatorialdurchmesser) ein zwar eher kleines Bild, aber ein weites Sehfeld. Die extrem seitliche Augenposition dürfte allerdings das binokuläre Feld sehr stark einschränken. Binokuläres Sehen wird nur möglich, wenn sich die Sehfelder beider Augen vorne überlappen; je mehr, desto weiter ist das binokuläre Feld. " Die meisten Vögel sind im Besitze von Flachaugen.

Kugelaugen liefern dank ihres gegenüber den Flachaugen vergrösserten Linsen-Retinaabstandes ein grösseres Bild; als Nachteil ergibt sich ein reduziertes Sehfeld. Damit ein für das Distanzenschätzen unentbehrliches binokuläres Sehfeld zur Verfügung steht, sind diese Augen, im Vergleich zu den Flachaugen, vermehrt nach vorne gerichtet. Kugelaugen finden wir bei den Tagraubvögeln, die zu den sehschärfsten Vögeln gerechnet werden dürfen.

Es zeigt sich eine Tendenz, dass jagende Tiere eher frontale und gejagte eher laterale Augen aufweisen. Dies gilt nach Walls auch für die Luftjäger, wie die Schwalben und die Segler. Die erwähnte Tendenz kann auch so ausgelegt werden: Je vielfältiger die Gefahren für einen Vogel lauern, desto seitlicher stehen seine Augen. Dies gilt besonders für am Boden nistende Vögel, die auf ein möglichst weites Sehfeld angewiesen sind. Je mehr die Zahl der Gefahren abnimmt, desto ausgeprägter werden die Augen nach vorne gerichtet; hier können die Tagraubvögel und als Extremformen die Eulen aufgeführt werden.

Viele Vögel mit schnellem Flug oder speziell guter Sicht haben nicht nur eine zentrale Fovea in der Retina, sondern zusätzlich eine dem binokulären Sehen zugeordnete periphere Fovea: Tagraubvögel, Schwalben und verschiedene Sperlingsvögel.

Bei einigen Vögeln ist der Ort des schärfsten Sehens nicht

punkt-, sondern bandförmig. Dadurch werden die Tiere befähigt, über einen weiten Bereich scharf zu sehen, ohne dass ein Auge bewegt werden muss: Limicolen.

In einer Tagretina dominieren die Zapfen, in einer Nachtretina die Stäbchen. Die Zapfen verbürgen für hohe Sehschärfe in Verbindung mit dem Farbensehen, die Stäbchen für hohe Lichtempfindlichkeit ohne Farben. Eine reine Tagretina ist demnach völlig unbrauchbar bei Nacht; bei den meisten Tieren werden jedoch Kompromisse eingegangen, indem beide Sehzell-elemente in die Retina eingebaut werden.

Nach Walls und Tansley ist die Nächtlichkeit bei Tieren immer eine sekundäre Erscheinung, indem sich eine Art aus Gründen der Ueberbevölkerung, des Nahrungsmangels oder der Feindflucht in das Nachtleben begeben und dort angepasst hat. Einige entwickelten unter den neuen Lichtverhältnissen sehr taugliche Nachtaugen (Eulen), oder sie förderten andere Sinne, Gehör-, Geruch- und Tastsinn. So degenerierten zum Beispiel beim Maulwurf die Augen fast vollständig zugunsten des Tast- und Geruchsinns.

Haupterfordernis für ein gutes Nachtauge ist grosse Lichtstärke. Die Lichtstärkenbedingung, grosse Linse und weite Cornea, wird natürlich beim Tubusauge am maximalsten erfüllt. Die beim Tubusauge stärkere Linsenkrümmung wird nötig, damit das Bild auf die Retina gebracht werden kann, denn einer Linse von derartigen Ausmassen ist eine entsprechend grosse Brennweite zugeordnet. Die stärkere Krümmung ist in diesem Fall trotz des grossen Linsen-Retinaabstandes erforderlich. Deshalb ist ebenfalls die Cornea sehr stark gewölbt.

Die Tubusform des Eulenauges darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass wir kein reines Nachtauge vor uns haben, denn als solches besässe es nur Stäbchen in der Retina. Da die Eulenretina jedoch auch Zapfen enthält, darf man diese Vögel zu den 24-Stunden-Tieren zählen. Das Vorhandensein von Zapfen geht auf Kosten der Empfindlichkeit, bietet aber als Ausgleich eine gewisse Sehschärfe, die echten Nachtaugen völlig abgeht. Eulen arbeiten jedoch nicht nur mit den Augen, sondern auch mit einem sehr feinen Gehör.

Bekannt für gute Jagdtüchtigkeit am Tage sind nach Tansley Uhu und Steinkauz. Eigene Beobachtungen attestieren auch der Schleiereule erfolgreiche Jagdtätigkeit bei Tageslicht.

Berndt-Meise glauben, binokuläres Sehen sei bei Eulen unmöglich; auch wird immer wieder betont, bei ihnen, Franz und andern Autoren, die Eulen seien weitsichtig. Beides möchte ich aus zwei Gründen bezweifeln:

1. Rein morphologisch-anatomisch betrachtet, stellt man fest, dass die Eulen wohl über keine oder nur sehr geringfügige Linsenakkommodation verfügen, aber umso mehr über eine hervorragende Corneaakkommodation. Man weiss auch, dass die Cornea aus physikalisch-optischen Gründen, ganz besonders,

wenn sie sehr stark gewölbt ist, den Hauptbeitrag an die Akkommodation leistet. Die einzige, bei Eulen lateral platzierte Fovea, erlaubt ihnen bestimmt ein scharfes binokuläres Bild, auch wenn durch die Tubusform das Sehfeld eines Auges klein gehalten wird. Da die Augen so nahe beieinander stehen und auf extreme Weise nach vorn gerichtet sind, besteht wohl kein Zweifel, dass sich ihre Sehfelder überlappen.

Von der Konstruktion des Akkommodationsapparates und der Foveaplazierung her steht jedenfalls dem scharfen, binokulären Bild, selbst für Nahdistanz, nichts im Wege.

2. Beobachtet man eine Schleiereule, wie sie präzise von oben auf eine Maus stürzt, oder wie sie einen fingerdicken, horizontal montierten Stab anfliegt, bemerkt man keine Anzeichen von schlechter Nahsicht. Vielmehr ist es doch so, dass solche exakte Flugmanöver nur durch eine binokuläre, tadellose Nahsicht ermöglicht werden.

Derartige Beobachtungen gelangen mir nachts und am Tage. Auch bei grellem Sonnenlicht waren den Schleiereulen keine Unsicherheiten im Benehmen nachzuweisen.

2. Luft-Wasser-Probleme

Es besteht kein Zweifel, dass das Wirbeltierauge im Wasser entstanden ist.

Das Auge musste nachträglich an Landbedingungen angepasst werden, wobei besonders der Austrocknungsgefahr zu begegnen war. Die Cornea, unter Wasser ohne Lichtbrechungseffekt, wurde an Land zum hauptbrechenden Element und musste durch Lider und Drüsen vor Beschädigung und Austrocknung geschützt werden. Das Auge bewahrte die Kugelform, die am besten geeignet war, den intraokularen Druck aufzunehmen. Nach Walls erhielten die Sauropsiden mit Ausnahme der Eulen ein "drittes" Augenlid, die Nickhaut, die, durchsichtig, von nasal her über das Auge gezogen, zusätzlich lichtbrechend wirken könne. Dies möchte ich freilich sehr in Zweifel ziehen, denn eine Nickhaut erweist sich nicht als völlig durchsichtig.

Es darf als sicher gelten, dass wasseradaptierte Vögel ein Sekundärphänomen sind. Zum Hauptproblem unter Wasser wurde die Akkommodation, da die Cornea als lichtbrechender Teil wegfiel; die Linse musste dementsprechend stärker akkommodieren. So ist zu vermuten, dass sich der Akkommodationsapparat umso weitgehender an Unterwasserverhältnisse angepasst hat, je länger sich ein Vogel im Wasser aufhält.

Vergleicht man die Akkommodationseinrichtungen der verschiedenen Wasser- und Tauchervögel in dieser Hinsicht, muss der Pinguin eindeutig an die Spitze der Unterwasseranpassung gestellt werden. Er hat zudem die Flugfähigkeit verloren, ist an Land stark kurzsichtig, erweist sich aber als äusserst tüchtig bei der Unterwasserjagd. Danach folgen nach Walls

die Kormorane, Seetaucher und Schwimm- und Tauchenten; diese hätten alle scharf gezeichnete Bilder in Luft und Wasser, nicht alle aber in gleicher Weise. Ich möchte jedoch aufgrund meiner Feststellungen die Enten nicht im selben Atemzug wie die Kormorane genannt sehen. Beim Akkommodationsapparat lassen sich Kormorane und Alken etwa in gleicher Position hinter dem Pinguin einstufen. In eine dritte Anpassungsstufe würde ich die Haubentaucher plazieren und erst in einer vierten die Schwimm- und Tauchenten.

Walls erwähnt nach den Enten noch die Sturztaucher mit der Seeschwalbe als Beispiel. Diese hat nach ihm wahrscheinlich keine besondern Fähigkeiten für Unterwassersicht, erspäht ihre Beute über Wasser und taucht nach ihr. Die Anordnung der innern Augenmuskeln scheint jedenfalls Walls zu bestätigen.

Tansley stellt die Wasseramsel auf das gleiche Akkommodationsniveau wie die Kormorane. Ich betrachte aber diesen seltsamen Vogel als Sonderfall, der wohl einen hohen Grad an Unterwasseranpassung erreicht hat, ohne jedoch auf eine gute Luftakkommodationsfähigkeit verzichten zu müssen. In diesem Sinne nimmt die Wasseramsel eine eigenartige Zwitterstellung ein.

3. Akkommodation bei den andern Wirbeltieren

Nach Walls und Tansley ist im optischen System sämtlicher Landwirbeltiere die Cornea der hauptbrechende Teil, während die Linse oft nur als eine Feineinstellung durch Lageverschiebung oder Krümmungsänderung agiert.

Es bestehen verschiedene Mechanismen bei Fischen, Amphibien, Sauropsiden und Säugern; immer aber wird die Akkommodation mittels Muskelkräften erreicht (Muskeln glatt oder quergestreift).

a) Fische

Die Fische und auch die Amphibien akkommodieren durch Lageveränderung ihrer Linsen. Mit Hilfe eines Linsenmuskels, des Retractor lentis, ziehen die Fische bei der Akk. die Kugellinse für die Weitsicht zurück; in Akkommodationsruhe sind sie demnach kurzsichtig.

b) Amphibien

Bei ihnen stellt sich bereits das Problem des Sehens in Luft und Wasser. Die Linse bewegt sich bei der Akk. gerade umgekehrt zu den Fischen, durch einen Protractor lentis, nach vorn; die Akkommodationsruhe ist also gekennzeichnet durch Weitsichtigkeit. Unter Wasser haben sie keine genügende Akk. Das Schwergewicht liegt bei den Amphibien bereits auf der Luftakkommodation mit im Ruhezustand auf Weitsicht gestellten Augen, wie es bei allen folgenden Wirbeltierklassen üblich ist.

c) Reptilien

Die Reptilien akkommodieren auf nah wie die Vögel durch Krümmungsänderung der Linse (mit Ausnahme der Schlangen). Das Vorhandensein einer Corneaakkommodation scheint mir ungewiss zu sein. Walls, Tansley, Franz und andere vertreten die Ansicht, dass die Linse infolge der Ciliarmuskelkontraktion durch die Ciliarfortsätze zusammengedrückt wird, was ich aus ähnlichen Gründen, wie sie bei den Vögeln dargelegt wurden, in Frage stellen möchte.

Innerhalb der Reptilienordnungen ist das Akkommodationsvermögen nicht gleich. In diesem Zusammenhang sind die Echsen am ehesten mit den Vögeln zu vergleichen. Krokodile und Alligatoren, ohne Skleralringe, zeigen eine wenig entwickelte Ciliarmuskulatur und eine entsprechend geringe und langsam ablaufende Akkommodation. Die Schlangen präsentieren sich als Spezialfall. Ihre Cm ist sehr stark reduziert. Tansley erwähnt Muskelfasern an der Iriswurzel, die bei Kontraktion einen Druck auf den Glaskörper ausüben, was ein Verschieben der Linse nach vorn bewirken soll.

Nach meiner Ansicht bestehen bei den Reptilien inbezug auf die morphologisch-anatomischen Strukturen des Ciliarkörpers und der Iris und die Akkommodationsmodi noch viele Lücken und Unklarheiten. Es schiene mir deshalb wünschenswert, wenn der vordere Augenabschnitt dieser Tiergruppe auf vergleichender Basis ausführlich untersucht würde, wobei sich in Anlehnung an die vorliegende Arbeit interessante Aspekte ergeben könnten.

d) Säuger

Die Säugerakkommodation funktioniert auf eine andere Art. Die Linse wird bei Akkommodationsruhe dauernd durch den Zug eines elastischen Bandes vom hintern Teil des Ciliarkörpers her über die Zonulafasern flach gehalten, sodass das Auge auf fern eingestellt und kein Kraftaufwand erforderlich ist. Durch Kontraktion des Ciliarmuskels wird diesem elastischen Zug entgegengewirkt, und die Zonulafasern werden entspannt, was zur Folge hat, dass die Linse für die Nahsicht eine konvexere Form anstrebt. Voraussetzung ist eine den Sauropsiden entgegengesetzte Linsenelastizität.

Inwieweit auch bei den Säugern die Iris die Akkommodation unterstützt, ist noch nicht abgeklärt. Tansley führt den Otter als einen amphibischen Säuger an, der unter und über Wasser gut sehe. Sein Irissphinkter besitze enorme Kräfte und drücke den Vorderteil der Linse zusammen. Tansley vergleicht sogar seine Akkommodationsleistung mit der eines Kormorans und der Wasseramsel.

Uebrigens lässt sich auch beim Menschen die Feststellung machen, dass beim raschen Nähern eines Gegenstandes die Pupille leicht verengert wird. Immerhin schreibt Meier(1967), die den

Akkommodationsmodus des Menschen untersucht hat, dass seine Funktionsweise noch keineswegs restlos geklärt sei.

4. Adaptations-Probleme

Im Unterkapitel Akkommodation wurde im Zusammenhang mit der Linsen-Akkommodation auch das Problem der Adaptation angeschnitten. Da die Pupille und die Retinomotorik die Lichtregulation vornehmen können, und eine solche ausserdem bei jedem leistungsfähigen Auge unbedingt vorausgesetzt werden muss, darf erwartet werden, dass die beiden Möglichkeiten in der Natur ergänzend oder kompensativ eingesetzt wurden. Hinzu kommt, dass insbesondere die Stäbchenretina auf eine leistungsfähige Lichtregulation angewiesen ist.

Die Tatsache nun, dass bei Vögeln die Iris in ganz besonderem Masse im Funktionskreis der Akkommodation eingesetzt ist, lässt die Frage berechtigt erscheinen, ob das Akkommodationsorgan auch bei der Adaptation eine Rolle spielen kann, und die Vermutung liegt nahe, dass bei den Vögeln die Retinomotorik die Hauptrolle bei der Hell-Dunkel-Anpassung spielen könnte.

In dieser Richtung argumentiert Tansley. Nach ihr zeichnen sich Teleostier, Frösche und Vögel durch eine ausgedehnte Pigmentwanderung zwischen der Limitans externa und den Sehzellen aus; selbst die Sehzellen könnten ihren Standort verschieben. Je stäbchenreicher eine Retina ist, desto wichtiger erweist sich eine rasche Blendenwirkung zum Schutze der hochempfindlichen Stäbchen.

Da die Dunkeladaptation nach Tansley vorwiegend eine Angelegenheit des Sehpigments und nicht der Pupille ist und eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt, ist die Geschwindigkeit der Pupillenerweiterung von untergeordneter Bedeutung. Die Vögel hätten extrem aktive Pupillen, aber es sei zweifelhaft, ob sie genügend auf Licht reagieren würden. Es bestünden immer noch Ungewissheiten, wie wichtig die Belichtung für die Pupillengrösse sei. Jede Iris hätte einen Sphincter, nicht alle aber einen radiären Dilatator. Walls meint sogar, es fehle den Vögeln die Möglichkeit eines genauen Einstellens auf Licht; viele Autoren hielten das Pupillenspiel bei Vögeln unter willkürlicher Kontrolle.

Walls und Tansley bezeichnen die photomechanische Pigmentwanderung als die phylogenetisch ältere Methode der Adaptation. Am höchsten sei sie bei den Teleostiern entwickelt, und sie hätte bei den Vögeln ein "come-back".

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass die Vogeliris allgemein mit nur sehr wenigen Dilatatorfasern bestückt ist. Diese Tatsache erklärt sich eben damit, dass das Oeffnen der Pupille bei der Dunkeladaptation, die eine gewisse Zeit beansprucht, von geringer Bedeutung ist, was für Tag- und auch

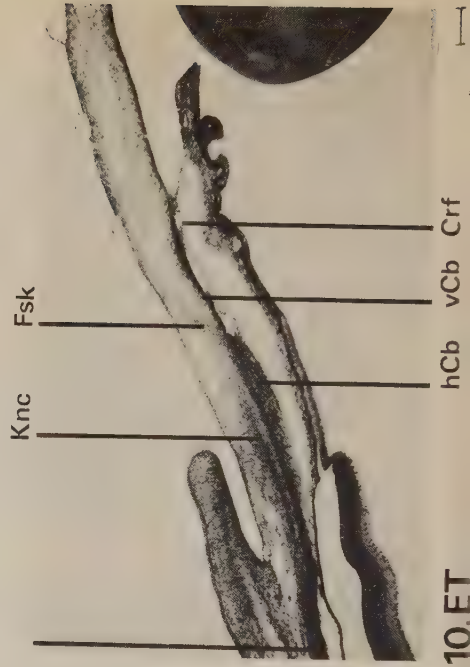
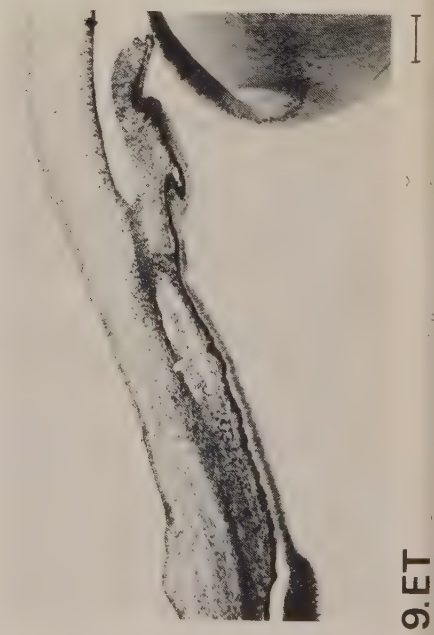
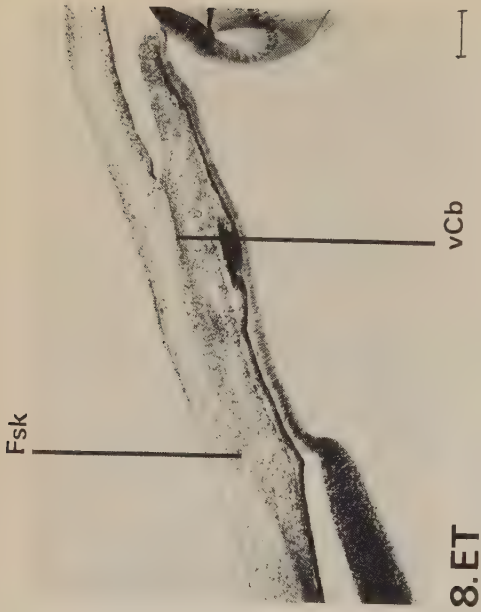
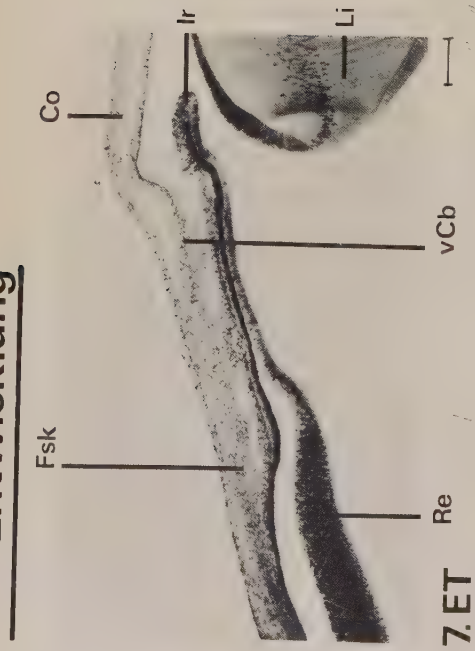
für Nachtaugen gilt. Wichtig dagegen ist, besonders für eine lichtempfindliche Retina, die Möglichkeit des schnellen Pupillenverschlusses, wofür die pupillären Sphincterfasern besorgt sind. Dies hat nun naturgemäss für Nachtaugen (Stäbchenretina) die grössere Bedeutung als für Tagaugen (Zapfenretina). Damit kann das träge Pupillenspiel der Tagvögel beim Helligkeitswechsel begründet werden, da sowohl für das Oeffnen als auch für den Verschluss keine Geschwindigkeit gefordert wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Untersuchung der Entwicklung des Ciliarkörpers zeigte, dass die Muskeln, die Cramptonsehne, die Cramptonfaszie und das elastische Ringband aus bandartigen Mesenchymanlagen hervorgehen, ebenso die nicht zum Ciliarkörper gehörenden Skleraformationen. Das vordere Ciliarband geht dabei nahtlos in die Corneainnenlamelle über. Das Ligamentum pectinatum iridis bildet sich dagegen eher sternförmig.
2. Die Myoblasten des Irissphincters entstehen durch Umwandlung aus Epithelzellen des nach oben umgelegten Innenblattes der Pars iridiaca retinae (ektodermale Herkunft).
3. Die Dilatatorfasern scheinen lediglich in der Irisperipherie um 90° gedrehte, ursprünglich zirkuläre Muskelfasern zu sein. Ein glatter Dilatator in Form einer Bruchschen Membran (Leplat u.a.) liess sich nicht nachweisen.
4. Der Befund an Embryonen und Adultstadien ergab, dass der Müllersche und der Brückesche Ciliarmuskel als eigenständige Muskeln aufgefasst werden müssen.
5. Der Vergleich der untersuchten Vögel machte eine Aufgliederung in drei, vom Akkommodationsbedürfnis geprägte, charakteristische Grossgruppen erforderlich: Normal-, Taucher- und Nachtvogelgruppe, wobei sich die Normal- und die Nachtvogelgruppe noch weiter aufspalten lassen.
6. Gestützt auf den morphologisch-anatomischen Strukturenvergleich konnte auf die entsprechenden Akkommodationsmechanismen geschlossen werden. Aufgrund der topographischen Lage der Muskeln, als massgebendste Strukturen, und der Muskelstärken, ergab sich, dass die Taucher offenbar mit der Linse und die Nachtvögel, besonders ausgeprägt die Eulen, mit der Cornea akkommodieren. Vergleichbare Anhaltspunkte lieferten auch Corneadurchmesser, Corneadicke und Linsengrösse.
Das Gros der Vögel, Repräsentanten der Normalgruppe, akkommodiert im allgemeinen mit Linse und Cornea, wobei die Cornea-Akkommodation bei den Tagraubvögeln und den guten Fliegern bevorzugt zu sein scheint.
Die Normalgruppe nimmt also inbezug auf Augenstrukturen und Akkommodationsmodus eine intermediäre Stellung zwischen den Tauchern und den Nachtvögeln ein.

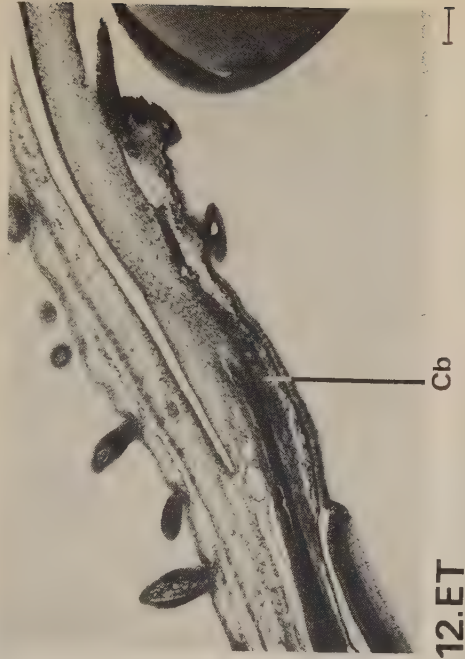
7. Der Cramptonsche Ciliarmuskel scheint allein für die Cornea-Akkommodation zuständig zu sein, während die hintern beiden Ciliarmuskeln, Müller und Brücke, die Linsen-Akkommodation indirekt (Zugwirkung auf Grundplatte) und der Irissphincter direkt, durch Druck auf die Linse, bewirken. Es fanden sich keine Anhaltspunkte, wonach die Ciliarfalten einen Druck auf die Linse ausüben (Franz u.a.).
8. Der Linsen-Ringwulst, auffallend breit bei vielen guten und wendigen Fliegern, unbedeutend bei den Tauchern und eher schmal bei den Nachtvögeln, scheint in einem Zusammenhang mit der Cornea-Akkommodation zu stehen. Bei Tagvögeln, die vorwiegend mit der Cornea akkommodieren und die als Voraussetzung für diesen Akkommodationsmodus eine überdurchschnittlich weite Cornea haben (gute Flieger), könnte der optisch wertlose Ringwulst (Walls) als feste Blende fungieren. Ausserdem hilft er Linsenfehler reduzieren und die Tiefenschärfe erhöhen.

Ck - Entwicklung

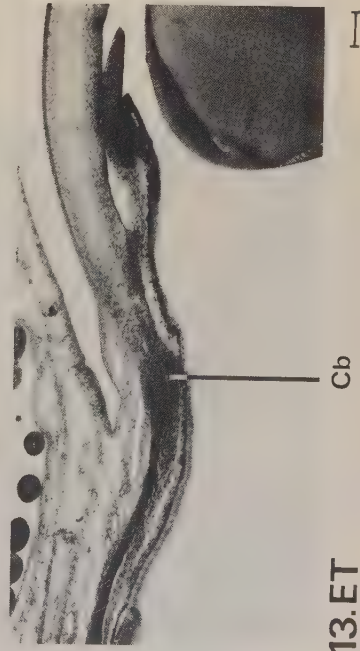




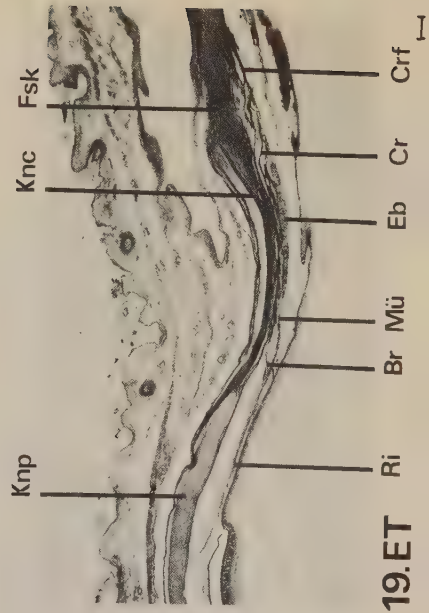
11.ET



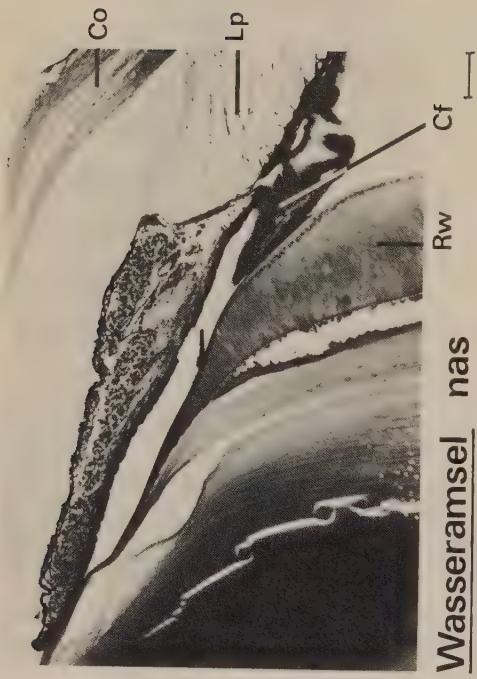
12.ET



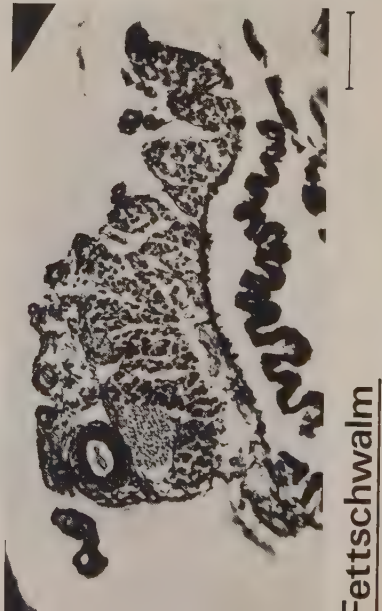
13.ET

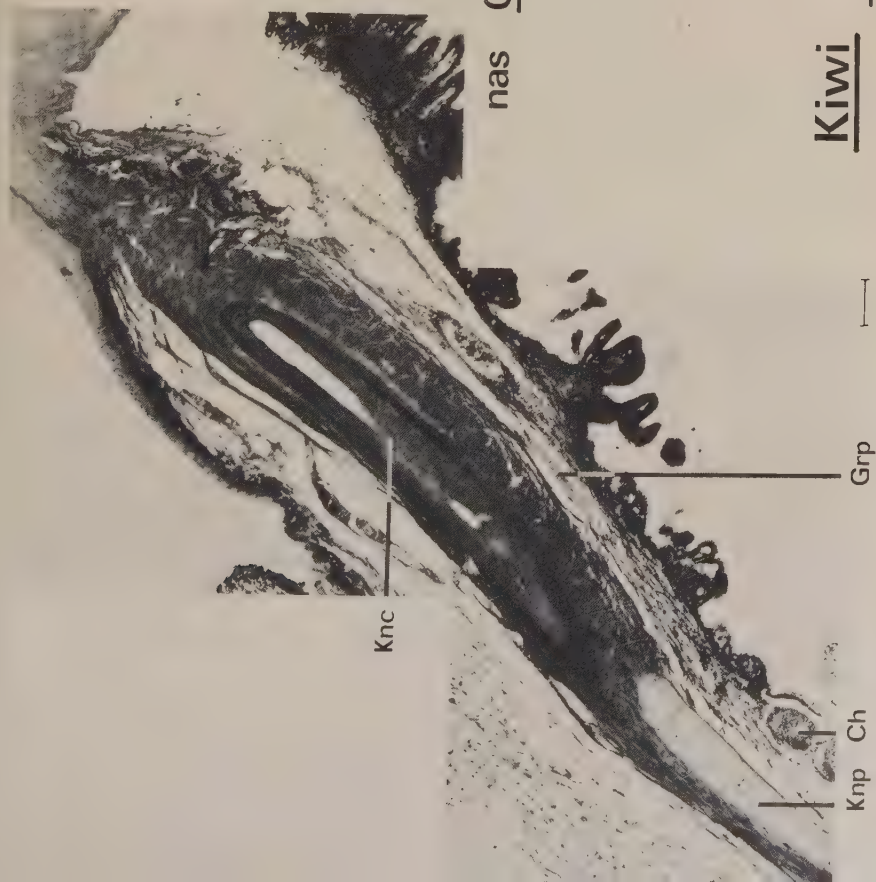


19.ET



Iris

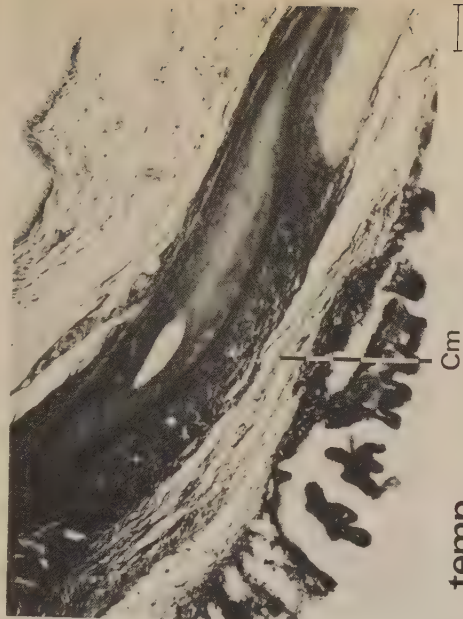




Kiwi

Zapfen

nas Ck temp



Re

Cm

LITERATURVERZEICHNIS

- A.Andreae Die innern Irisschichten der Hausvögel.
Dresden 1909,Diss.
- E.Brücke Ueber den Musculus Cramptonianus und den Spannungsmuskel der Chorioidea.
Arch.für Anat.u.Physiol.1846,Bd.22,pp.370-378.
- R.Berndt/
W.Meise Naturgeschichte der Vögel.
Stuttgart 1959,Francksche Verlagshandlung,
Bd.1,Pp.390.
- V.Franz Das Vogelauge.
Zool.Jahrb.,Abt.Anat.u.Ont.1909,Bd.28,
pp.73-282.
- Sehorgan,in: Lehrb.der vergl.mikr.Anat.der
Wirbeltiere (ed.Oppel).
Jena 1913,Gustav Fischer,Teil 7,Pp.417.
- Vergl.Anat.des Wirbeltierauges,in: Hdb.der
vergl.Anat.der Wirbeltiere (ed.Bolk),
Berlin/Wien 1934,Urban+Schwarzenberg,Bd.2,
pp.989-1292.
- T.Gilliard/
G.Steinbacher Knaurs Tierreich in Farben: Vögel.
München/Zürich 1959,Droemersch Verlagsanstalt,
Pp.406.
- E.Grynfeldt Recherches sur l'epithélium postérieur de
l'iris de quelques oiseaux.
C.-r de l'Association des Anatomes,7^eréunion,
Genève 1905.
- C.v.Hess Untersuchungen zur vergl.Physiologie und
Morphologie der Akkommodation.
Arch.für Augenheilk.1909,Bd.62,pp.345-391.
- Die Akkommodation bei Tauchervögeln.
Arch.für vergl.Ophthalm.1910,Bd.1,pp.153-164.
- G.Ischreyt Zur vergl.Morphologie des Entenauges.
Arch.für vergl.Ophthalm.1914,Bd.4,pp.162-181.
- G.Leplat Recherches sur le développement et la structure
de la membrane vasculaire de l'oeil des
oiseaux.
Archives de Biologie 1912,Bd.27,pp.403-523.

- R.Leuckart Organologie des Auges, in: Hdb. der gesamten Augenheilkunde (ed. Graefe).
Leipzig 1876, Wilhelm Engelmann, Bd. 2, Teil 2,
pp. 145-301.
- M.v. Lenhossék Die Entwicklung und Bedeutung der Zonulafasern nach Untersuchungen am Hühnchen.
Arch. für mikr. Anat. 1911, Bd. 77, pp. 280-310.
- E.Meier Ueber den derzeitigen Stand des Wissens vom Wesen des Akkommodationsvorganges.
Basel 1967, Diss.
- H.Müller Ueber den Akkommodationsapparat im Auge der Vögel, besonders der Falken.
Arch. für Optik 1857, Bd. 3.
- A.v. Pflugk Neue Wege zur Erforschung der Lehre der Akkommodation.
Arch. für Ophthalm. 1932, Bd. 128, pp. 179-200.
- S.Polyak The vertebrate visual system.
Chicago 1957, The University of Chicago Press, Pp. 1390.
- C.Rabl Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse.
Leipzig 1900, Wilhelm Engelmann, Pp. 324.
- A.Rochon-Duvigneaud Les yeux et la vision des vertébrés.
Paris 1943, Masson Cie, Pp. 719.
- A.L.Romanoff The avian embryo.
New York 1960, The Macmillan Co, Pp. 1305.
- J.R.Slonaker A physiological study of the anatomy of the eye and its accessory parts of the English Sparrow.
Jour. Morph. 1918, Vol. 31, pp. 351-459.
- K.Tansley Vision in vertebrates.
London 1965, Cox and Wyman Ltd., Pp. 132.
- K.Velhagen Der Augenarzt.
Stuttgart 1958, Georg Thieme, Bd. 1, Pp. 710.
- G.L.Walls The vertebrate eye and its adaptive radiation.
New York/London 1963, Hafner Publishing, Pp. 785.
- O.Zietschmann Der Musculus dilatator pupillae des Vogels.
Arch. für vergl. Ophthalm. 1910, Bd. 2, pp. 9-19.

Curriculum Vitae

Als Sohn des Otto Schätzle, Gewerbelehrer in Olten und der Sophie, geb.Vögtli, wurde ich Bruno Ernst Schätzle von Gerlafingen(SO) am 24.Febr.1943 in Olten geboren. Im Jahre 1962 bestand ich die Matura Typus C am Realgymnasium in Aarau. Ein Jahr später immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät in Basel und studierte Zoologie im Hauptfach mit den Nebenfächern Botanik, Chemie und Physik.

Vorlesungen und Kurse belegte ich bei folgenden Dozenten:

H.Erlenmeyer, S.Fallab, P.Fioroni, E.Flückiger, M.Geiger-Huber, R.Geigy, C.Haffter, P.Huber, F.Labhardt, E.Miescher, H.Nüesch, A.Portmann, U.Reiff, R.Schenkel, D.G.Senn, W.Stingelin, Ch.Tamm, H.Zoller.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof.Dr. Werner Stingelin.

